VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ
ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

XLI

Т. Н. ДУНАЕВА, В. В. КУЧЕРУК,
В. И. ОСМОЛОВСКАЯ

ЭКОЛОГИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛА



1948

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ТРУДЫ
ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ

Выпуск XLI

Т. Н. ДУНАЕВА, В. В. КУЧЕРУК,
В. И. ОСМОЛОВСКАЯ

ЭКОЛОГИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛА



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
МОСКВА • 1948 • ЛЕНИНГРАД

О т в е т с т в е н н ы й   р е д а к т о р

проф. д-р биол. наук *А. Н. Формозов*

ОТ РЕДАКЦИИ

Среди ряда проблем физической географии Институт географии Академии Наук СССР уделяет внимание изучению баланса живой органической материи, в частности роли фауны в условиях различной физико-географической среды. Как известно, за последнюю четверть века многочисленные исследования ботаников, в особенности связанные с проблемой использования оленьих пастбищ, дали очень много новых и важных фактов для познания растительного покрова советского Севера и продуктивности его растительных группировок, а также для характера использования грибов, лишайников, травянистых растений и кустарников северным оленем. Изучение других массовых потребителей животного и растительного вещества в Арктике и Субарктике еще не вышло из стадии предварительных эколого-фаунистических наблюдений, обычно лишенных необходимой полноты и количественных характеристик. Особенно остро чувствуется недостаток сведений, касающихся двух звеньев в «цепях питания» северных зон: леммингов — доминирующих грызунов тундры, массовых потребителей растительного вещества, конкурентов северного оленя, и пернатых и четвероногих хищников — потребителей грызунов, важнейших производителей животного вещества. К числу хищников тундры, как известно, принадлежит песец — пушной вид, имеющий исключительно важное значение в экономике промыслового населения многих районов нашего Севера.

Учитывая такое состояние научных данных, отдел биогеографии Института включил в настоящее издание работу В. И. Осмоловской, посвященную исследованию экологии хищных птиц п-ова Ямала, и работу Т. Н. Дунаевой, в течение ряда лет изучавшей пеструшек и других грызунов тундр п-ова Ямала, а также совместную работу названных авторов по песцу. В последней описан новый и очень ценный метод прогноза численности песцов за год вперед до предстоящего промыслового сезона, что имеет существенное значение для планирования промысла и заготовок пушнины.

Перечисленные исследования проводились под общим руководством заведующего отделом биогеографии Института проф. д-ра А. Н. Формозова и связаны между собой единством поставленных задач, общностью методов и изученной территории. В [целом они весьма расширяют и

углубляют наши познания ряда видов северных животных и, вместе с тем, баланса живой органической материи в Субарктике, а также дают ряд ценных практических выводов.

Несколько особняком стоит публикуемая в этом сборнике работа В. В. Кучерука, дающая сжатый очерк некоторых важных сторон биологии водоплавающих птиц Ямала. Тундры Западной Сибири — одна из важнейших гнездовых областей северных промысловых уток. Поэтому материалы, касающиеся этой группы птиц, представляют несомненный интерес.

В. И. ОСМОЛОВСКАЯ

ЭКОЛОГИЯ ХИЩНЫХ ПТИЦ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛА

Материалы по экологии хищных птиц тундры были собраны на п-ове Ямале в 1941—1943 гг. В 1941 г. мы совместно с Т. Н. Дунаевой работали с июня по сентябрь по среднему течению р. Щучьей и в устье ее притока Хе-яхи. В 1942 г., кочуя с ненцами-оленеводами с апреля до ноября, мы обследовали водораздельную тундру к северу от оз. Ярро-то до р. Юрибея и частично прошли маршрутом зоологической экспедиции Б. М. Житкова 1908 г. В июле 1943 г. была совершена небольшая поездка на Малый Ямал в устье р. Ныды. Зимой 1941/42 и 1942/43 гг. были предприняты поездки по долине р. Полуя и вдоль Обской губы от Салехарда до оз. Ярро-то.[1] Маршруты экспедиции и места стационарной работы показаны на фиг. 1.

За все время работы нами обследовано 64 гнезда мохноногого канюка, 17 гнезд сапсана, 10 гнезд полярной совы, два гнезда дербника, одно гнездо болотной совы и одно гнездо белохвостого орлана; всего 95 гнезд. У гнезд и на местах отдыха хищников был собран следующий материал по питанию птиц: мохноногий канюк — 1071, полярная сова — 614, сапсан — 262, дербник — 58, болотная сова — 34, короткохвостый поморник — 203 и длиннохвостый поморник — 195 данных. Кроме того, были использованы материалы по экологии хищных птиц, собранные на Южном Ямале Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучеруком в 1937, 1938 и 1939 гг. Автор крайне признателен Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучеруку за предоставление своих наблюдений, а также за постоянную помощь Т. Н. Дунаевой в полевой работе и при обработке материала.

Работа проводилась на средства Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета и Всероссийского общества охраны природы, под руководством проф. Г. П. Дементьева. Большую помощь оказал мне проф. А. Н. Формозов. Некоторые разделы, например вопросы конкуренции и изменения пищевых связей хищников, целиком разработаны по его указаниям. Всем названным лицам приношу глубокую и искреннюю благодарность.

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА ХИЩНЫХ ПТИЦ ТУНДРЫ

Видовой состав хищных птиц Субарктики не отличается большим разнообразием. В пределах тундры Южного Ямала на гнездовье обычны

---

[1] Более подробное описание маршрутов см. в статье Т. Н. Дунаевой.

только четыре вида дневных хищников: мохноногий канюк (*Buteo lagopus lagopus* Pontopp.), сапсан (*Falco peregrinus leucogenys* Brehm), дербник (*Falco columbarius regulus* Pall.), белохвостый орлан (*Haliaetus albicilla albicilla* L.).

Из сов здесь гнездятся: полярная сова (*Nyctea scandiaca* L.) и болотная (*Asio flammeus* Pontopp.). Изредка залетает сюда житель более северных широт — кречет (*Falco gyrfalco uralensis*),[2] а у полярного круга довольно часто встречается проникающий с юга полевой лунь (*Circus cyaneus* L).

Этим ограничивается список характерных для тундры хищных птиц. Незначительное число гнездящихся здесь видов тесно связано с особенностями условий существования в Субарктике, которые сводятся к специфике абиотических и биотических факторов среды.

Своеобразие абиотических факторов заключается в общей суровости климата (краткость летнего периода, преобладание низких температур, сильные ветры) и в резких колебаниях длины светового дня. Кроме того, однообразие ландшафта и отсутствие древесной растительности ограничивают выбор мест гнездования.

Особенности биотических факторов связаны с однообразием животных кормов, обильно представленных только рыбой,[3] мелкими млекопитающими (подсем. Microtinae) и в летнее время птицами. Как источник пищи в тундре отсутствуют целые группы животных: амфибии, рептилии, крупные насекомые и др.[4]

Весь этот комплекс отличительных черт тундры как среды обитания определяет наличие у хищных птиц соответствующих морфологических и биологических приспособлений. С этой точки зрения всех пернатых хищников тундры можно разбить на три группы.

Первая группа включает виды, характерные для тундры и входящие в состав арктической фауны (эварктические виды по Н. Я. Кузнецову, 1938). Сюда относятся белая сова, мохноногий канюк и кречет. Для них характерно кругополярное распространение; их главные видовые отличия связаны с приспособлением к жизни на Севере. Таков характер белой окраски у совы и кречета, опушенность ног у полярной совы и канюка, общая густота и пышность перьевого наряда у обоих этих видов. Как одно из важных приспособлений нужно рассматривать способность полярной совы сильно жиреть к осени.

Мощный слой подкожного жира уменьшает теплоотдачу, что позволяет сове, несмотря на низкие температуры, подолгу сидеть на одном месте, подкарауливая добычу. Помимо этого запасы жира служат источником энергии в голодное время года: сова нередко остается в тундре на всю зиму (Наумов, 1931, и др.).

В отличие от ряда других ночных хищников полярная сова прекрасно видит днем, и это дает ей возможность успешно охотиться при круглосуточном освещении летом. Ушные отверстия у нее сравнительно меньше,

---

[2] На р. Хе-яхе (приток р. Шучьей) летом 1941 г. мы нашли маховое перо кречета.

[3] Рыба как источник пищи в очень малой степени используется хищными птицами. Из них только один орлан-белохвост ловит ее в ограниченном количестве.

[4] Из рептилий на широте полярного круга мы встречали только живородящую ящерицу. Еще дальше в тундру проникает четырехпалый тритон и остромордая лягушка, но численность их настолько мала, что в питании хищников они не имеют никакого значения.

лицевой диск выражен слабее, что значительно расширяет поле зрения. В то же время при сокращении дня зимой и поздней осенью полярная сова, подобно другим ночным хищникам, ловит добычу в темноте, ориентируясь главным образом слухом и отчасти зрением.[5]

Из биологических приспособлений эварктических видов надо отметить их полный переход к открытому гнездованию на земле и высокую интенсивность размножения. Число яиц у полярной совы может достигать 10—12 и даже 14, для кречета характерна кладка в 3—4 яйца, канюк откладывает четыре, нередко 5—6 яиц.

По характеру своего питания эварктические виды хищных птиц тесно связаны с коренными обитателями тундры — леммингами и белой куропаткой — и всецело зависят от их числа. Все остальные виды пищи имеют второстепенное, подчиненное значение.

Вторая группа — хищники, дающие в тундре резко обособленные подвиды. Сюда относится сокол-сапсан — *Falco peregrinus leucogenys* Brehm. Из морфологических особенностей, пожалуй, только более крупные размеры этого подвида можно рассматривать как приспособление к жизни на Севере. Связь с тундрой отражается больше на биологии сапсана. При этом надо отметить, что именно здесь он находит оптимальные условия существования: нигде сапсан не встречается в таком обилии как в характерных для него тундровых ландшафтах. Сапсан проводит в тундре период размножения и успешно гнездится в открытых стациях, устраивая гнезда на береговых обрывах рек. Так же как у эварктических хищников, величина его кладки больше, чем у южных подвидов (на Севере обычно четыре яйца, в средней полосе редко бывает выше трех). Пищу сапсана составляют летующие в тундре птицы, и время их обилия ограничивает период его пребывания в тундре. В литературе есть указания на точное совпадение сроков прилета и отлета сапсана с моментом появления и исчезновения птиц, служащих ему пищей (Seebohm, 1901; Воробьева, 1931 и др.).

Третья группа включает виды, не характерные для тундры и не дающие в ней обособленных систематических форм (рас). Сюда относятся белохвостый орлан, болотная сова, дербник и полевой лунь. Все эти виды не имеют никаких черт специализации, указывающих на органическую связь с тундрой, и проникновение их на Север связано с общей широкой пластичностью их экологии. Последнее хорошо видно на примере орлана-белохвоста, отличающегося отсутствием узкой специализации в условиях гнездования и питания, и болотной совы, которая на протяжении своего ареала очень пластична в выборе мест для гнездовья, а способность охотиться в ранние часы сумерек позволяет ей жить в зоне круглосуточного освещения. Болотная сова, дербник и полевой лунь проникают в тундру по долинам рек и не идут далеко на Север.

---

[5] Новые исследования ученых показали, что глаза сов воспринимают невидимые тепловые инфракрасные лучи, испускаемые живым организмом. Мертвых животных, не излучающих тепловых лучей, совы не видят и едят их только днем, тогда как живых, «видимых» для них зверьков они безошибочно ловят ночью (Vanderplank, 1934). Однако эти выводы опровергаются последними работами эколога Дайса (Dice, 1945). Он доказал своими опытами, что совы безошибочно находили мертвую добычу при свете в 0.00000073 foot-candle (свет стандартной свечи на расстоянии 1170 фут), но при более слабом освещении не могли найти ни мертвых, ни оглушенных, но еще живых зверьков. Дайс указывает также на то, что лесная сова обладает большей остротой зрения, чем виды открытых стаций. В среднем предел зрения у сов в 10—100 раз больше, чем у человека.

ЗАВИСИМОСТЬ ХИЩНЫХ ПТИЦ ОТ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Сумма неблагоприятных абиотических факторов выражается прежде всего в общей краткости летнего периода Субарктики. По нашим наблюдениям 1942 г., в центральной тундре Южного Ямала таяние снежного покрова началось с десятых чисел мая, но до конца месяца прерывалось снежными метелями и буранами. Первые проталины на буграх появились 6/V; 12/V они занимали 10% поверхности тундры. С 16 по 21/V опять начались большие бураны и вся тундра покрылась новыми сугробами снега. После 21/V освобождение от снега проходило очень быстро: 23/V проталины составляли 20—25% поверхности, 29/V—50%, 30/V тундра была свободна от снега приблизительно на 60—70%, 3/VI снежный покров сохранился только на крутых склонах и занимал не больше 10—15%. На отдельных северных склонах снежный покров держался приблизительно до конца июня. Бесснежное время, охватывающее весну, лето и осень, фактически ограничивается в тундре только четырьмя месяцами (июнь — сентябрь). Снежный покров устанавливается с начала октября. В 1942 г. снег выпал 2/X и больше не стаивал.

Все виды пернатых хищников появляются на гнездовье в тундре Южного Ямала еще при полном снежном покрове. Орлан прилетает в конце апреля, канюки, по наблюдениям 1942 г., прилетели 4/V, сапсаны 14/V.[6] Как только тундра освобождается от снега, они сразу же приступают к гнездованию. В конце мая (27—31/V) канюки строят и подновляют гнезда; 30/V было найдено первое яйцо, 11—16/VI—полные свежие кладки. Сапсан гнездится на неделю позднее (первое яйцо 7/VI). Вылупление птенцов у этих двух видов происходит 8—20/VI; вылет —10—20/VIII, и приблизительно до 10—15/IX выводки продолжают держаться в районе гнездового участка.

Таким образом, гнездовой период канюка и сапсана длится около 3.5 месяца. При такой продолжительности периода размножения длина бесснежного времени года имеет большое значение. Вполне вероятно, что именно краткость летнего периода определяет северную границу распространения некоторых крупных хищников. Так, например, мохноногий канюк, по данным Б. М. Житкова (1912), не идет на север Ямала дальше 70° с. ш.

На самый крайний Север проникают виды, которые не боятся низких температур и могут гнездиться при полном снежном покрове. Кречет, заселяя северное побережье, по литературным данным, приступает к размножению уже в апреле. Совы появляются на местах гнездовья в начале или середине марта (Тугаринов и Бутурлин, 1911 и др.). Начало кладки приходится на двадцатые числа мая. По наблюдениям Л. Шаанинга (Schaanning, 1907), на Новой Земле 18/V были найдены первые яйца в четырех гнездах, 22/V — в семи, 28/V — в одном и 3/VI — в трех. С начала июня совы начинают насиживать. В северных широтах время кладки и насиживания совпадает с периодом последних весенних буранов. По наблюдениям Н. Н. Урванцева, на Северной Земле периодические сильные бураны со снегом продолжались в течение всей первой половины июня. 3/VI его экспедицией было найдено гнездо полярной совы с шестью свежими яйцами. Бент (Bent, 1938) приводит описание гнезда полярной совы, найденного непосредственно после снежного бурана на

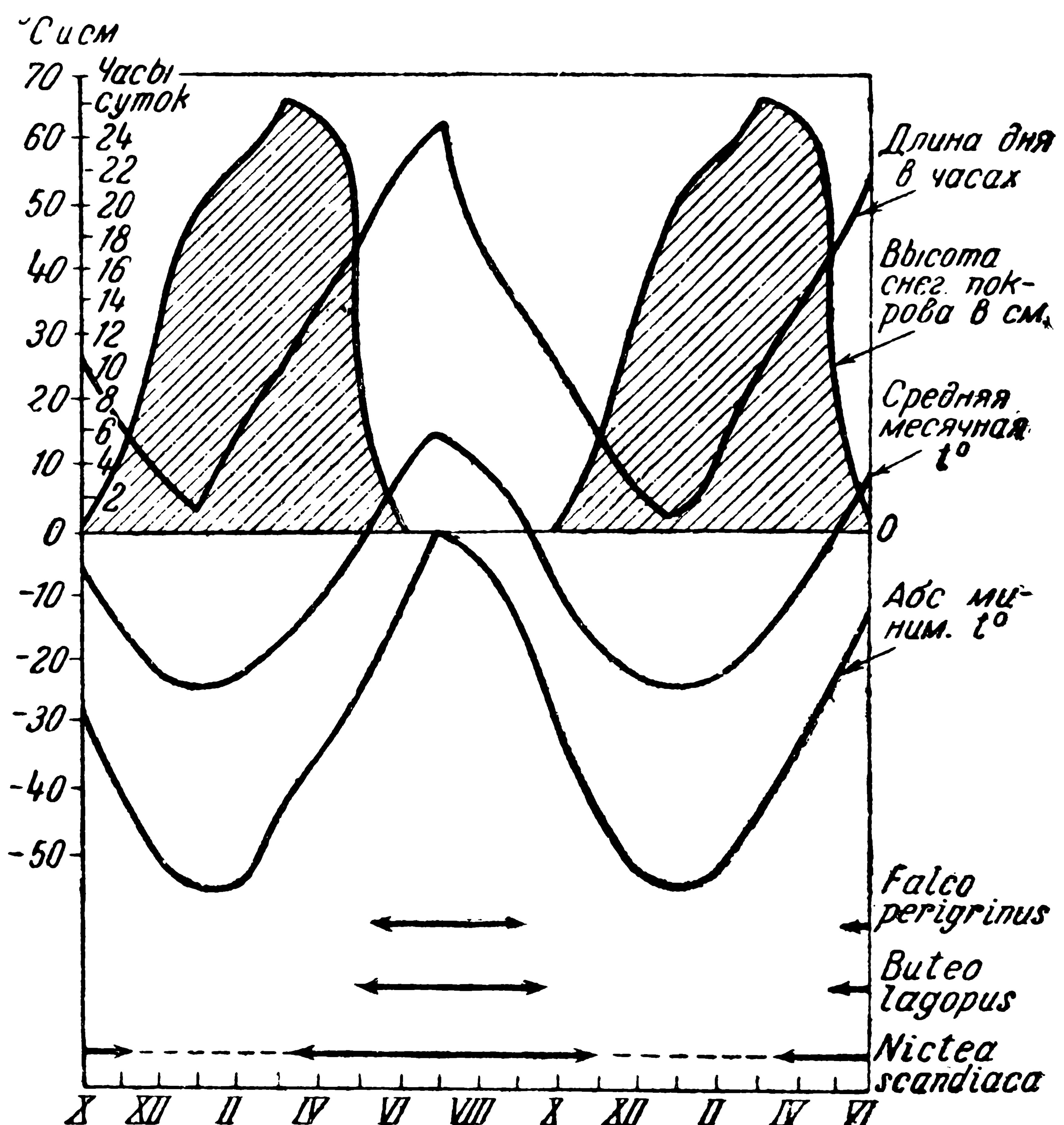
---

[6] В тундре Южного Ямала сапсаны появились на две недели раньше массового прилета птиц, отмеченного нами в конце мая — начале июня.

Фиг. 1. Маршруты экспедиции и места стационарных работ

широте полярного круга в Северной Америке; гнездо было окружено сугробами снега в 6 дюймов высотой, которые намел ветер вокруг сидящей самки. Яйца лежали прямо в холодной воде.

Степень зависимости хищных птиц от факторов среды выражается в различной продолжительности их пребывания в тундре. На фиг. 2, где изображены годовые изменения средних и минимальных месячных температур, высоты снежного покрова и длины светового дня, видно, что белая сова проводит в тундре 7—8 месяцев, а в отдельных случаях остается и на всю зиму, тогда как сроки пребывания канюка и сапсана строго ограничены летним сезоном. В этом случае одним из главных ограничивающих факторов служит сокращение длины светового дня. Наступление полярной ночи исключает возможность зимнего существования в тундре дневных хищных птиц. Кроме того, интересно отметить, что прилет и отлет мохноногого канюка происходит при одинаковых средних температурах, а время его пребывания в тундре в течение четырех месяцев охватывает период с положительной среднемесячной температурой. Вполне вероятно, что отлет его из тундры происходит под влиянием возрастающих низких температур в сочетании с сокращением светлого времени суток.



Фиг. 2. Продолжительность пребывания в тундре различных видов хищных птиц в зависимости от изменения абиотических факторов среды. °С (для температуры) и см (для высоты снежного покрова)

Сапсан как хищник, наименее приспособленный к перенесению суровых климатических условий, безусловно также зависит от непосредственного воздействия абиотических факторов, но при узкой специализации в питании влияние климата, как было указано выше, выявляется косвенным путем — через пищу.

Климат летнего периода мало благоприятен для гнездящихся в тундре птиц. По наблюдениям 1942 г., у оз. Ярро-то до 21/V держалась отрицательная среднесуточная температура. Только иногда в середине дня мы отмечали до +4° (минимум температуры —8°). С двадцатых чисел мая установилась положительная среднесуточная температура; но по ночам температура обычно падала ниже нуля. В первой половине июня стояла холодная дождливая погода со средней температурой 3° (максимум 10°). Хорошая погода со средней температурой 12—14° установилась со второй половины июня. Настоящих теплых ясных дней с температурой около 20° было около 10 — с конца июля до начала августа. С середины

августа начались дожди с сильными штормовыми ветрами. Погода в сентябре соответствовала позднеосенней ноябрьской погоде средней полосы.

О количестве осадков в течение гнездового периода дают представление данные метеостанции в поселке Яр-сале (66°50' с. ш., табл. 1).

Таблица 1

Число дней	Май	Июнь	Июль	Август
Ясных *	0	3	1	1
Пасмурных	14	15	15	25
Дождливых	19	15	20	28
Со снегопадом . . .	11	7	—	—

Лето 1941 г., по нашим наблюдениям в районе р. Щучьей, было еще более холодным и дождливым. В течение июля было два периода с ночными заморозками, когда температура спускалась до —1, —2° (16 и 25/VII), а за весь месяц было всего шесть солнечных дней.

От губительного влияния неблагоприятной погоды в период гнездования птицы спасают яйца и маленьких птенцов, беспрерывно согревая их собственным телом. Насиживание с откладки первого яйца, свойственное хищным птицам вообще, в условиях тундры становится необходимостью. При осмотре гнезд после дождя лоток и яйца всегда были сухими. Весьма вероятно, что наблюдавшаяся гибель кладок в трех гнездах канюка и в одном гнезде сапсана связана с «захолоданием» яиц при нарушении нормального насиживания.

После вылупления птенцов, в течение первой недели, канюки и сапсаны продолжают упорно сидеть на гнезде, а в дальнейшем прикрывают птенцов в плохую погоду и в холодные ночи. Значение такого согревания видно из табл. 2, где приведены данные по температуре тела птенцов сапсана и болотной совы во время отсутствия самки.

Зависимость охлаждения птенцов от возраста установлена нами также при измерении температуры тела птенцов канюка, когда во время дождя самке не давали согревать их:

Гнездо № 23. Температура воздуха 11.5°; пасмурно; мелкий холодный дождь. Вес птенцов (г): 275, 245, 171, 108.
Температура тела (°Ц): 23, 22, 21, 17.5.
Птенцы собрались вместе, совершенно мокрые.
Гнездо № 24. Температура воздуха 20°; день ясный, теплый; сильный ливень в течение получаса.
Вес птенцов (г): 350, 240, 95.
Температура тела (после дождя) (°Ц): 24.5, 22, 21.5.

В последнем случае, при хорошей погоде, птенцы расползлись по гнезду; ливень застал их лежащими отдельно друг от друга. После дождя они почти совершенно утратили способность к движению, но в дальнейшем отогрелись под самкой. Такие резкие изменения погоды могут иметь критическое значение. А. Бент (Bent, 1938) приводит наблюдения Мури над

* «Ясными» считаются дни, когда за четыре наблюдения в течение суток отмечается не больше семи баллов облачности. В пасмурные дни общая облачность должна быть не менее 33 баллов.

Таблица 2

Температура птенцов при отсутствии на гнезде самки

Вид	Температура воздуха, °Ц	Продолжительность отсутствия самки, мин.	Возраст птенцов, дни	Температура тела птенцов, °Ц*
Сапсан	7	40	1—2	27.5,28,30,31
	9.5	30	5	33.5
	9.5	30	7	36.5
	6.5	40	10	32,32.5 (дождь, птенцы дрожат)
	8.5	—	14	38,39
Болотная сова	13	10	1	31.2
	13	10	2	32.7
	6	10—15	7	30
	6	10—15	12	35
	6	10—15	14—17	37
	6	40	7	18
	6	40	12—17	32.5

гибелью птенцов полярной совы в период сильных дождей. Один пуховый птенец, уже покинувший гнездо, был найден в траве мокрым и дрожащим. В двух случаях мертвых, видимо захолодавших птенцов находили в гнездах.

Из других климатических факторов нужно вкратце остановиться на значении ветра. Постоянные ветры, достигающие иногда необычайной силы, — характерная черта климата Южного Ямала. По наблюдениям 1941 и 1942 гг., в летний период мы отмечали преобладание северных и северо-западных ветров, тогда как зимой обычно дуют ветры южных румбов. За июль и первую половину августа 1941 г. в районе р. Щучьей было всего четыре безветреных дня. Из 40 наблюдений в 25 случаях отмечен северный ветер (62%) и в 11 — северо-западный (27%). В 1942 г., по данным метеостанции Яр-сале, при четырех метеорологических наблюдениях в сутки (120—124 наблюдения в месяц) в июне тихая погода отмечалась только в восьми случаях, в июле — в четырех, а в августе отсутствие ветра не было отмечено ни разу. Обычно сильные ветры дуют периодами по 3—6, а иногда 8—10 дней подряд.

Значение ветра надо рассматривать в совокупности с другими климатическими факторами, но в некоторых случаях можно отметить непосредственное влияние ветра на поведение и экологию хищников. Последнее относится к наблюдению за сапсанами. Как правило, сапсаны гнездятся в защищенных от ветра местах. Значение такой защищенности гнезда от непосредственного действия ветра видно из следующих наблюдений: 15/VI при сильном северном ветре температура воздуха 1.5°, температура земли на ветру 2.5°, земли за ветром 5°, температура поверхности гнезда сапсана, сделанного под защитой навеса почвы, 8°.

Ветер непосредственно влияет и на поведение сапсанов. При очень сильных ветрах в конце мая 1942 г. сапсаны, которые днем проводили

* При измерении температуры мы не давали птенцам собираться в кучу. Обычно во время отсутствия самки птенцы собираются все вместе, маленькие залезают под старших и за счет них сохраняют свое тепло. В таких случаях, при наличии в гнезде птенцов разного возраста, мы не отмечали разницы в температуре их тела

время на сторожевых уступах и возвышенностях коренного берега, ночью, на время сна, устраивались в нижней части склона с подветренной стороны. 1/VI при сильном северном ветре сапсан даже днем сидел под защитой южного склона.

Непосредственного влияния ветра на поведение коренных обитателей тундры — белой совы и канюка — нам отмечать не приходилось. Точно так же ветер не влияет на расположение гнезд этих видов, поскольку защищенность гнезда от ветра указывает на чувствительность к этому фактору сидящей на гнезде птицы.

Для хищников, гнездящихся на земле, большое значение имеют некоторые особенности почвенного слоя. Прежде всего надо отметить близость вечной мерзлоты, глубина залегания которой варьирует в зависимости от развития растительного покрова и характера почвы. Летом, при максимальном оттаивании почвы, на вершинах песчаных увалов со скудной растительностью глубина залегания вечной мерзлоты равнялась 140 см, на глинистом, хорошо задерненном склоне — 70 см и в низинной мохово-ерниковой тундре под толстым слоем сфагнума — всего 25—30 см.

Резкая разница теплопроводности различных почв при разном покрове сказывается с первых дней весны. 24/V на первых проталинах глинистая почва оттаяла на 6—8 см, песчаная — на 17 см. 1/VI, к началу гнездования, на обнаженном песчаном склоне мерзлота находилась уже на глубине 48 см, тогда как в низкой моховой тундре она была непосредственно под слоем сфагнума.

Хищники, не устраивающие специального гнезда (сапсан, полярная сова), гнездятся на обрывах или вершинах холмов, что безусловно связано с хорошим прогреванием песчаной почвы.[7]

Канюк делает большое гнездо из ветвей кустарников с травянистой выстилкой в 6—7 см толщины и нередко гнездится в низкой моховой тундре.[8] Изоляционные свойства подстилки, предохраняющие яйца от влияния вечной мерзлоты, видны были при измерении температуры в различных ее слоях, после того как самка была вспугнута из гнезда (табл. 3).

Таблица 3

Теплопроводность подстилки в гнезде канюка

№ гнезда и дата / Температура, °Ц	11; 3/VII	17; 5/VII	18; 5/VII	17; 7/VII
Среди яиц	28.5	25	29	27
В толще подстилки	15	19	19	11.5
Под подстилкой	4.5	9	9	5
На 1 см в земле	1	—	6 *	—

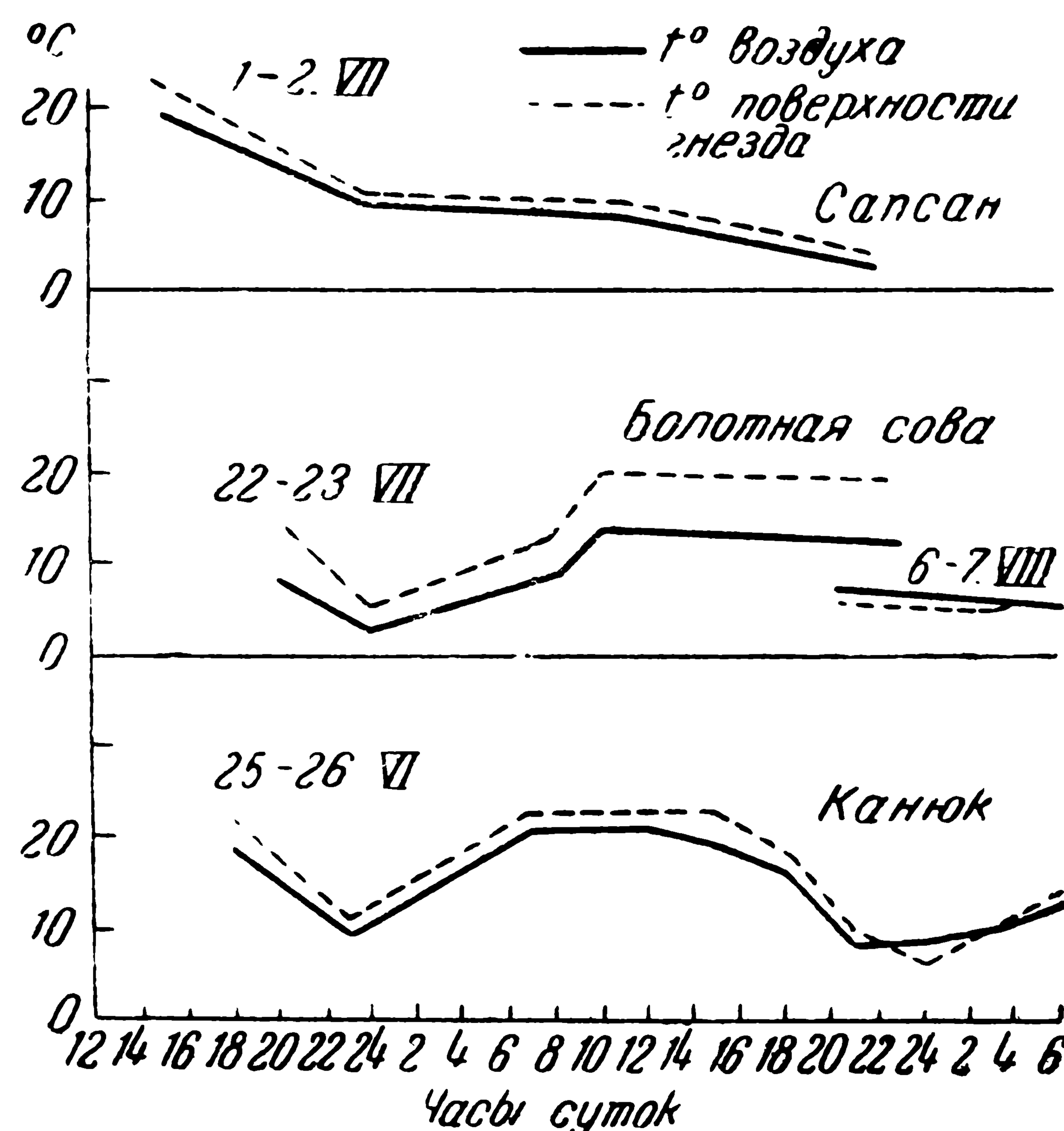
[7] В более северных широтах гнездование полярной совы на вершинах холмов, возможно, связано с ранним освобождением их от снега, но в центральной тундре Южного Ямала, где снег сходит более быстро, он не ограничивает хищников в выборе стаций гнездования.

[8] Весной, во время кладки, основание гнезда канюка нередко лежит непосредственно на мерзлой земле, оттаивание которой под гнездом происходит значительно медленнее. Так, по наблюдениям 27/V 1942 г., у гнезда почва оттаяла на 23 см, а под гнездом только на 8 см; 27/VI 1942 г. мерзлота около гнезда была на глубине 30 см, а под гнездом — 15 см.

* Почва песчаная.

Подстилка совершенно не пропускает тепла от тела матери в глубь гнезда, а также изолирует яйца от низких температур почвы.

Интересны условия гнездования болотной совы. Подобно другим совам, она не делает никакого гнезда и в крупнокочкарной мохово-ерниковой тундре откладывает яйца прямо на моховой кочке. В этом случае от влияния вечной мерзлоты яйца изолированы слоем сфагнума в 10—15 см. В солнечные дни сухой, мало теплопроводный сфагнум сильно нагревается; в холодную погоду и ночью, при большой поверхности излучения, он охлаждается сильнее почвы. Поэтому температурные условия гнездования болотной совы отличаются более резкой амплитудой колебаний. На фиг. 3 представлены суточные изменения температуры воздуха и поверхности гнезд сапсана, болотной совы и канюка. Температура поверхности гнезда измерялась у края гнезда или гнездовой ямки. Из этой схемы видно, что у гнезда болотной совы разница между температурой окружающего воздуха и лотка больше, чем у других хищников. При хорошей погоде 22—23/VII температура поверхности гнезда была на 4—5° выше, а холодной ночью с 6-го на 7/VIII на 1—2° ниже температуры воздуха. У сапсана и у канюка кривая температуры поверхности гнезда идет параллельно температурной кривой воздуха, обычно на 2—3° выше ее. При массовых измерениях температуры в гнездах канюка оказалось, что гнездовая подстилка днем сильно нагревается и амплитуда температурных колебаний в гнездах канюка так же велика, как и у болотной совы. Максимальная положительная разница между температурой воздуха и поверхности гнезда канюка и болотной совы равнялась 7°, а отрицательная —2°. Последнее объясняется тем, что травянистая выстилка гнезда, так же как и сфагнум, обладает большой излучающей поверхностью и легко отдает свое тепло.



Фиг. 3. Суточные колебания температуры в гнездах хищных птиц

БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Особенности биотических факторов среды, заключающиеся в однообразии животных кормов, определяют деление хищников тундры на две биологические группы:

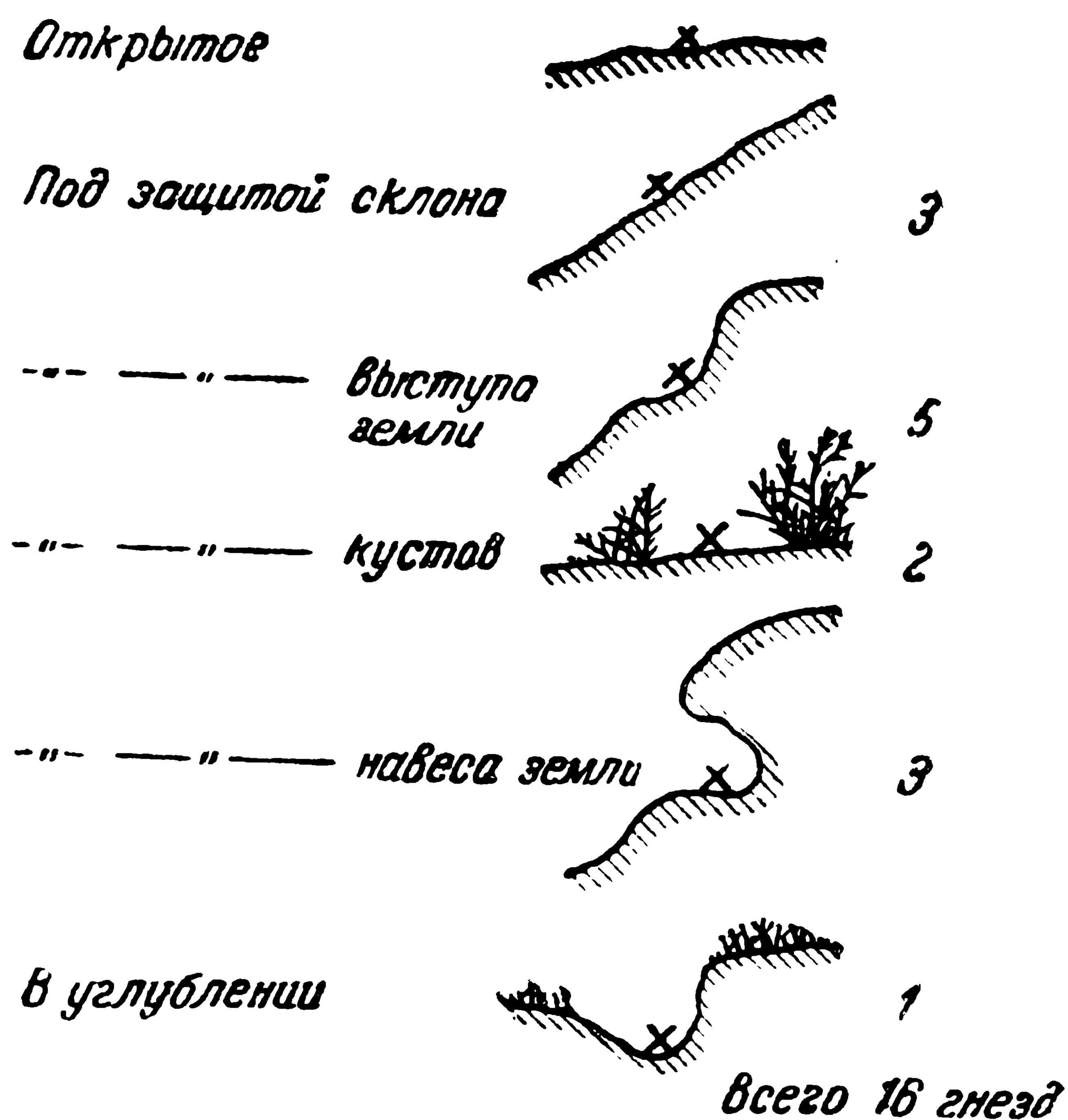
1. Орнитофаги открытых мест, настигающие добычу в воздухе (сокол-сапсан и дербник).

2. Миофаги, хватающие добычу с поверхности земли (мохноногий канюк, белая и болотная совы).

Согласно этому подразделению мы будем рассматривать биологию отдельных видов.

Сапсан (*Falco peregrinus leucogenys* Brehm)

Распределение на гнездовье и расположение гнезд. В тундре Южного Ямала сапсан гнездится на высоких обрывах по берегам рек и озер. Большие реки с хорошо разработанной поймой не представляют достаточно подходящих для гнездовья мест, и здесь сапсаны встречаются крайне редко, тогда как по небольшим речкам с обрывистыми берегами гнезда соколов очень обыкновенны. На протяжении 30 км течения р. Хе-яхи (притока р. Щучьей) нам было известно четыре гнезда, причем три из них находились на расстоянии 2—6 км одно от другого. В среднем течении р. Арки-яхи (приток Тальбе-яхи, впадающей с северо-запада в оз. Ярро-то) расстояние между тремя гнездами сапсанов было всего 1—2 км (см. фиг. 8). Такое близкое гнездование крупных хищников возможно только при обилии пищи, и действительно, орнитофауна речных долин отличается своим богатством и разнообразием.[9] В противоположность этому орнитофауна водоразделов значительно беднее как по числу видов, так и по числу самих птиц. Поэтому вдали от рек сапсан гнездится крайне редко, даже при наличии высоких обрывов по берегам водораздельных озер. На 100-километровом пути по водораздельной тундре северо-западнее оз. Ярро-то, на обрывистых берегах многочисленных озер, было найдено всего два гнезда сапсана. Из 13 гнездовых участков сапсанов девять были приурочены к долинам рек и только четыре — к берегам озер, причем в двух случаях озера были недалеко от реки, а в одном сапсан гнездился на краю большой низины — Ярро-гене.



Фиг. 4. Расположение гнезд сапсана

Особенности распределения сапсана в тундре делают его весьма характерным «ландшафтным видом» в долинах небольших речек, тогда как в других биотопах он встречается крайне редко, только на пролете, и не играет существенной роли в биоценозах.

При общей приуроченности гнездящихся сапсанов к высоким обрывам местоположение самого гнезда может сильно варьировать (фиг. 4). Из 17 обследованных гнезд восемь помещались на вершине обрыва, четыре в верхней части склона, три в середине и два в нижней трети его. Высота расположения гнезда колебалась от пяти до 20 м над уровнем реки или озера. В четырех случаях из 17 вид с гнезда сапсана на окружающую тундру был резко ограничен. Это относится к гнездам, сделанным в нижней части склона, в долине узкого оврага или на берегу озера, откуда сапсану была видна только водная поверхность. В этих случаях для наблюдений за гнездовым участком сапсаны использовали ближайшие выступы на вершинах обрывов, выбирая при этом самые возвышенные точки.

[9] В местах с обильной пищей районы охоты сапсанов могут перекрываться, но гнездовые участки остаются резко разграниченными.

Следовательно, местоположение самого гнезда не связано непосредственно с потребностью сапсанов в широких горизонтах. При наличии уступов, удобных для обозрения местности, сапсан предпочитает устраивать гнезда, используя защиту выступов земли, кустиков, травы, навеса почвы и т. д. Из 16 гнезд только два были сделаны совершенно открыто. Различия в защищенности гнезд представлены на фиг. 4. Как правило, гнезда сапсана защищены с северной стороны, что, несомненно, связано с преобладанием холодных ветров этого направления. Из 16 гнезд *Falco peregrinus*:

Защищено с севера	6 гнезд
» » » и с запада	4 гнезда
» » » и с востока	1 гнездо
» » » с востока и юга	1 »
» » » и с юга	1 »
» с юга	1 »
Не защищено	2 гнезда

Таким образом, 80% всех обследованных гнезд так или иначе защищены с северной стороны. Кроме того, сильные холодные ветры северного направления определяют приуроченность гнезд сапсанов к южным склонам: из 15 гнезд девять были расположены на южном склоне обрывов, одно на юго-восточном, одно на западном, одно на северном и три на вершинах обрывов, т. е. 60% всех гнезд были устроены на южных склонах.

Потребность в естественной защите гнезда ограничивает места, удобные для его устройства, и в некоторых случаях определяет однотипность в расположении гнезд. По р. Хе-яхе, при северо-западном направлении коренного берега, все гнезда сапсанов были устроены на южных склонах поперечных ложбинок или оврагов, прорезающих коренной берег. В двух случаях гнезда были сделаны совершенно одинаково на склонах под защитой свисающих кустов ерника (4-й тип защищенности гнезда по фиг. 4).

Местоположение гнезда зависит также от характера почвы. По данным J. Hickey (1942), сапсан никогда не откладывает яиц на твердом грунте, а предпочитает гнездиться в местах с мягкой почвой, например на мелком гравии, песке. Мы также отмечали строгую привязанность гнезд сапсанов к песчаному грунту, что связано не только с мягкостью субстрата, но и с хорошим его прогреванием. Песчаная почва береговых обрывов оттаивает на значительную глубину, и в этом случае вечная мерзлота не оказывает непосредственного влияния на микроклимат гнезда. Следовательно, отсутствие утепленного гнезда ставит сапсана в прямую зависимость от влияния абиотических факторов, что и определяет выбор места гнездования.

Гнездовой участок сапсанов и охрана гнезда. Привязанность хищников к определенным местам гнездования — давно установленный и общеизвестный факт. Приведем некоторые данные относительно сапсанов. На Ямале Б. М. Житков (1913) в 1908 г. отмечал гнездование сапсанов в верховьях р. Ягода-яхи около хорошо известной сопки Тир-седе. В этом же месте мы нашли гнездо сапсанов в 1942 г. Следовательно, сапсаны гнездились здесь по крайней мере в течение 34 лет. Благодаря работам Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука, в районе р. Щучьей история некоторых гнезд сапсана нам известна с 1937 г.

У фактории Нижняя Щучья гнездо было занято в 1937, 1939 и 1941 гг. В 1938 г. сапсаны не гнездились, а за 1940 г. наблюдений нет.

На обрывах Сопкея, в 10 км вверх по течению от фактории Верхняя Щучья, сапсаны гнездились в 1939, 1940 и 1941 гг.

В устье Хе-яхи сапсаны гнездились ежегодно с 1937 по 1941 г. включительно.

По р. Хе-яхе, в 3 км от ее устья, сапсаны гнездились в 1939 г., в другие годы они здесь не были отмечены. В 1939 г. у этого гнезда был убит самец, и, возможно в связи с этим, гнездовой участок не был занят в 1941 г. Замещение погибших самок происходит легче: в гнезде, где в 1939 г. В. В. Кучеруком была убита самка, сапсаны гнездились в 1941 г.

При сильной привязанности сапсанов к гнездовому участку положение самого гнезда может меняться. В устье р. Хе-яхи, где береговые обрывы тянутся сплошной стеной на протяжении километра, сапсаны ежегодно гнездились в разных точках. В 1938 г. гнездо было в 100 м от гнезда предыдущего года, в 1939 г. — в 250 м, в 1940 г. — в 200 м, а в 1941 г. гнездо было в 50 м от гнезда 1940 г. На гнездовом участке № 2 (обрыва гряды холмов — Сопкей) места, удобные для устройства гнезд, были более ограничены; здесь сапсаны в течение трех лет устраивали гнезда среди оползней земли на расстоянии 2 м одно от другого. Наконец, на порогах р. Хе-яхи (30 км от устья) хорошо утоптанная почва и остатки старых костей птиц свидетельствовали о неоднократном гнездовании сапсанов в одних и тех же гнездовых ямках, защищенных навесом почвы или кустами ерника.

В течение всего летнего сезона сапсаны держатся в районе гнезда. До начала кладки они слабо реагируют на приближение к гнезду, иногда поднимают крик, но вскоре успокаиваются. Точно так же они не выказывают никакого волнения при появлении человека у гнезда после вылета птенцов. Но в период насиживания и выкармливания птенцов сапсаны издали замечают приближение человека, начинают волноваться, нередко пролетают со свистом низко над головой и успокаиваются только тогда, когда человек удаляется на значительное расстояние. Район, где у хищника преобладает реакция защиты гнезда, Г. Брюлль (Brüll, 1937) предложил называть «полем гнезда», или гнездовым участком. По нашим наблюдениям, радиус гнездового участка сапсана равен 200—300 м. На этом расстоянии приближение человека вызывает волнение у сапсанов, и приблизительно на такое же расстояние они провожают его при удалении от гнезда.

Вести наблюдение за гнездом в районе гнездового участка нет никакой возможности, но за пределами его можно наблюдать за гнездом без всякой маскировки. На более близком расстоянии можно вести наблюдения с другого берега реки: сапсаны почти не реагировали на палатку, расставленную в 70 м от их гнезда на противоположном берегу, откуда мы спокойно наблюдали за гнездом.

По характеру реакции сапсанов на появление в пределах гнездового участка различных видов птиц и зверей можно судить об их врагах и конкурентах. На пролетающих мимо гнезда серебристых чаек сапсаны часто не обращали никакого внимания или молча без крика и тревоги отгоняли их. При появлении вблизи гнезда других видов хищников (орлан-белохвост, канюк) сапсаны очень ревностно, с криком нападали на них и прогоняли за пределы гнездового участка. Обычно на крик одного сапсана сразу появлялся второй и также принимал участие в преследовании врага. Точно так же реагировали сапсаны на появление в районе гнезда сапсана другой пары. Но особенно рьяно сапсаны нападали на собаку: они с резким криком били ее, налетая сверху, так что наш маленький фокстерьер

кубарем катился вниз по склону. По всей вероятности, так реагируют они и на появление песцов, которые при удобном случае, несомненно, разоряют их гнезда.[10] Разорение гнезда сапсанов кем-то из естественных врагов мы отметили только один раз: в устье р. Хе-яхи из гнезда совершенно бесследно исчезли четыре 5—7-дневных птенца. В 1939 г., по наблюдениям Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука, гнезда сапсана разоряли канюки (в погадке канюка было найдено кольцо исчезнувшего из гнезда окольцованного сапсаненка).

Охрана гнезда во время насиживания и в период выкармливания птенцов имеет свои особенности. Во время насиживания гнездовой участок находится под наблюдением самца. При приближении к гнезду на 200—300 м он начинает молча кружиться в воздухе и тревогу поднимает только на расстоянии 30—40 м от гнезда. Тогда на его крик с гнезда слетает самка, и оба сокола с страшным криком переходят к активной защите гнезда. При удалении от гнезда повторяется та же картина; приблизительно на расстоянии 50 м от гнезда сапсаны успокаиваются, самка возвращается на гнездо, а самец продолжает кружиться, провожая человека за пределы гнездового участка. В этот период сапсаны поднимают тревогу и прерывают насиживание только во время явной и близкой опасности. Если самец отсутствует, самка также слетает с гнезда и поднимает тревогу на расстоянии 40—50 м, хотя видит приближение человека значительно раньше. С защищенной стороны к гнезду можно подойти почти вплотную, и самка с криком слетает на расстоянии 1—2 м. Во всех случаях на крик самки очень скоро прилетает самец. Из десяти посещений гнезда во время насиживания самца не было всего три раза, но он очень быстро прилетал на крик самки. Ночные часы самец проводит у гнезда. В период выкармливания птенцов охрана гнезда целиком ложится на самку. Наши дежурства у гнезд показали, что она все время держится в районе гнездового участка, тогда как самец занят добыванием пищи. Только один раз отмечен случай, когда самки не было у гнезда, но через 2—3 минуты она прилетела на крик птенцов. Обычно она поднимает тревогу при приближении на 150—200 м и с криком вылетает навстречу. Иногда к ней присоединяется самец, но при защите гнезда с птенцами он ведет себя менее активно, чем самка. Из 20 посещений самец 13 раз принимал участие в защите гнезда, в остальные семь не появлялся совсем. Четыре раза самца не было в ночные часы; видимо, в период выкармливания птенцов он иногда ночует вдалеке от гнезда.

Период насиживания. Откладка яиц у сапсанов, по наблюдениям весной 1942 г. у северного края оз. Ярро-то, происходила в начале июня. 30/V—5/VI 1942 г. у р. Тальбе-яхи сапсаны держались у гнезда № 1. Яиц в гнезде не было. 7/VI в гнезде № 2 было одно яйцо, а в том же гнезде 8/VI — два яйца. В гнезде № 3 9/VI было три яйца, а 10/VI — полная кладка из четырех яиц.

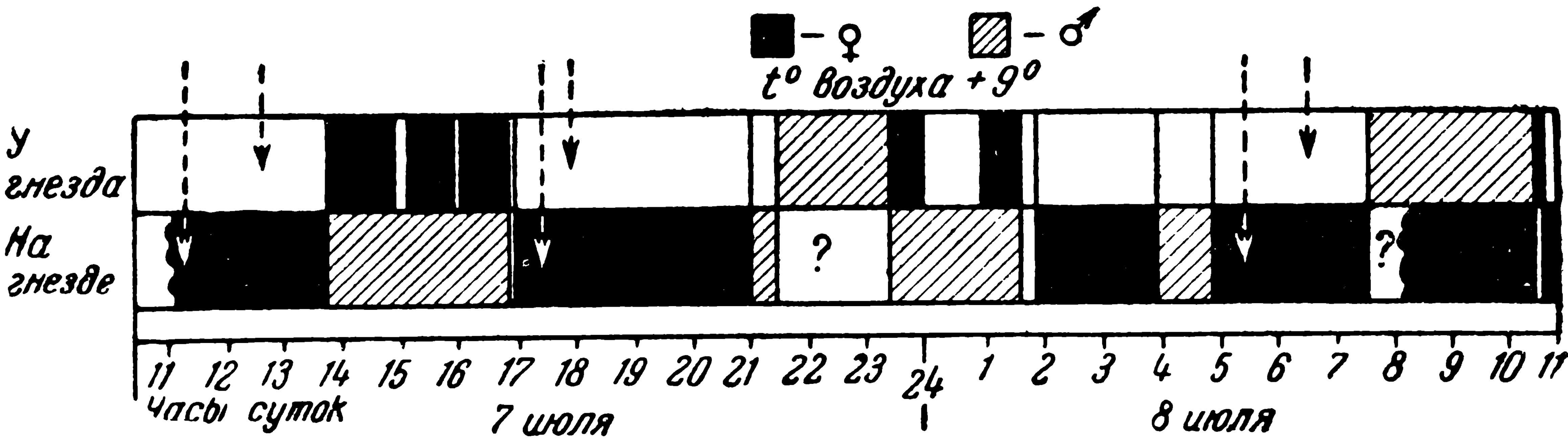
Насиживание у сапсанов, как и у других хищников, начинается с откладки первого яйца. Самец также принимает участие в насиживании. По нашим наблюдениям, 7—8/VII 1941 г. за сутки самец три раза сменял самку, оставаясь на гнезде до трех часов. При смене один из сапсанов обычно молча слетает с гнезда, уступая место другому, но иногда самец, летая над гнездом, вызывает самку особым криком. Результаты суточного дежурства изображены на фиг. 5. Пунктирными стрелками от-

---

[10] С. П. Наумов (1931) описывает случай, как песец стащил яйцо из гнезда канюка.

мечены случаи, когда самец пролетал около гнезда или подлетал к нему, но не сменял самку. В тех случаях, когда был установлен пол насиживающей птицы, оказалось, что из 21 часа 15 часов на гнезде сидела самка и шесть — самец.

Период выкармливания птенцов и их развитие. Материал по развитию птенцов был собран в 1941 г. в районе р. Щучьей и, частично, в 1942 г. в тундре севернее оз. Ярро-то. В 1941 г. под наблюдением было пять гнезд, в 1942 г. — три.



Фиг. 5. Наблюдения у гнезда сапсана в конце периода насиживания

В 1941 г. вылупление птенцов происходило между 5 и 12/VII. В 1942 г., по наблюдениям за гнездом у оз. Ямбу-то, птенцы вылупились 20—22/VII. Вылет птенцов в 1941 г. проходил 13—15/VIII, в 1942 г. — 20/VIII. Весьма вероятно, что в центральной тундре Южного Ямала сапсаны гнездятся на неделю позднее.

Данные о числе яиц и птенцов в гнездах сапсана сведены в табл. 4, составленной на основании обследования 17 гнезд.[11]

Таблица 4

	Число яиц или птенцов в гнездах				Среднее число яиц или птенцов в одном гнезде
	1	2	3	4	
Число гнезд с яйцами	—	1	3	5	3.4
Число гнезд с птенцами	2	1	4	2	2.7

Из этих данных видно, что в течение гнездового периода у сапсана происходит сокращение числа птенцов по сравнению с величиной кладки. Если в большинстве случаев сапсаны откладывают четыре яйца и среднее число яиц в гнездах равняется 3.4, то перед вылетом чаще встречаются гнезда с тремя птенцами, в среднем 2.7.

Уменьшение числа птенцов отчасти происходит за счет гибели яиц («болтуны», яйца с погибшими эмбрионами и т. д.), что обычно встречается в гнездах с большой кладкой, а также за счет гибели самих птенцов. «Болтуны» были отмечены нами два раза, в гнездах с четырьмя и тремя яйцами. Гибель самих птенцов возможна в начале выкармливания, когда

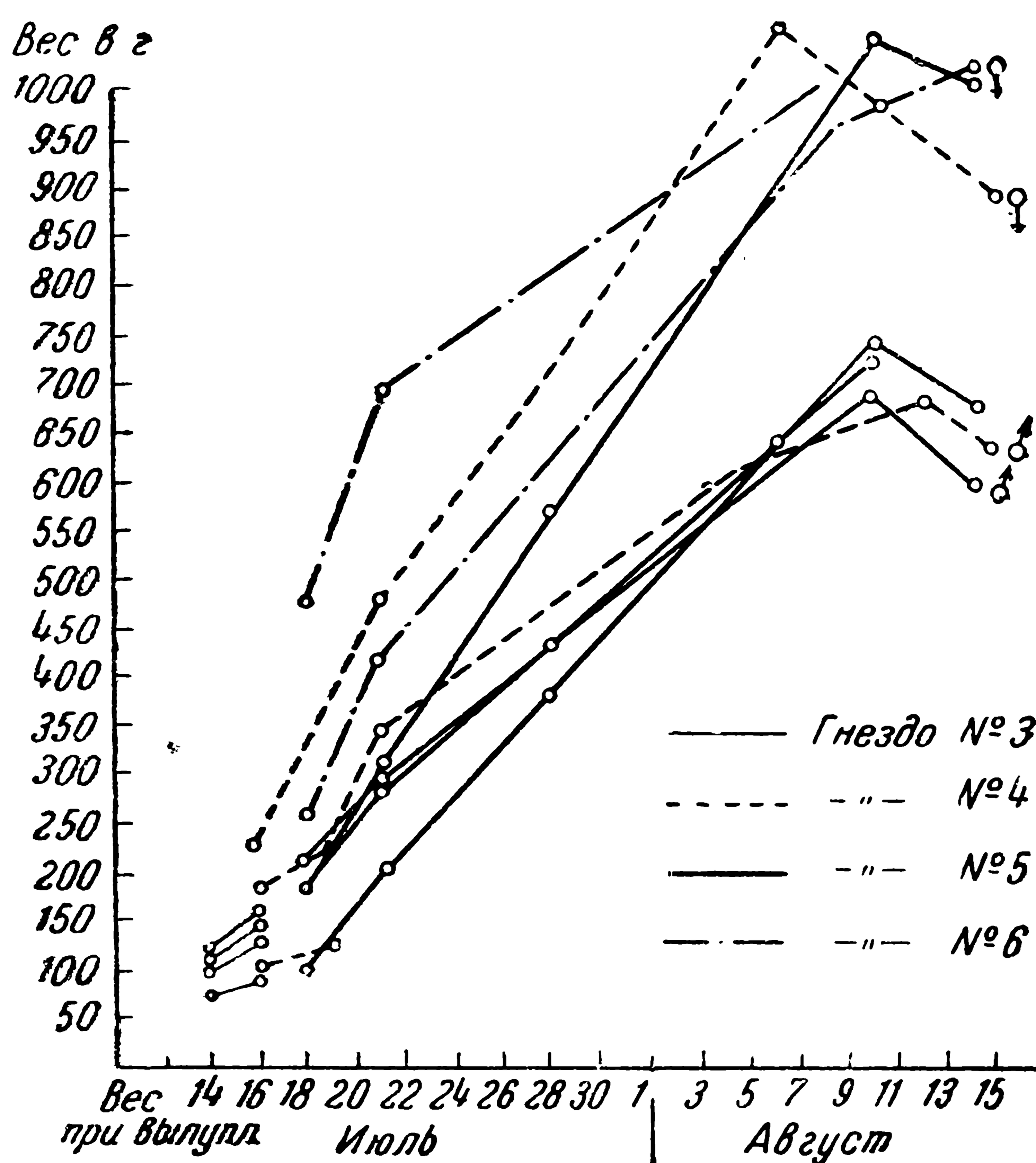
[11] Кроме наших материалов, сюда включены наблюдения Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука по восьми гнездам за 1938 и 1939 гг.

при большой кладке неодновременно вылупляющиеся птенцы сильно разнятся по размерам. По материалам Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), время вылупления может растягиваться на 7—10 дней; разница в весе птенцов достигает при этом 274—282 г. Наши материалы по взвешиванию птенцов в первые дни после вылупления сведены в табл. 5 (гнезда на р. Хе-яхе, по наблюдениям 1941 г.).

Таблица 5

№ гнезда	Разница в возрасте птенцов, дни	Дата	Вес птенцов, г				Максимальная разница в весе между птенцами, г
			1-го	2-го	3-го	4-го	
3	4	14/VII	98	86	82	53	45
		16/VII	141	126	111	64	77
5	3—4	18/VII	186	166	165	78	108
		12/VII	288	266	296	177	111
4	5—7	15/VII	206	160	69	Птенец мертвый	137
		19/VII	358	209	92	—	266

Из этой таблицы видно, что в гнезде № 4, при разнице в размерах птенцов около 150 г, младший птенец был найден мертвым; он был задавлен старшими и втоптан в подстилку гнезда. Уменьшение числа птенцов до 1—2 в гнезде, по всей вероятности, происходит за счет деятельности хищников, когда пернатые враги (канюк) таскают из гнезда отдельных сапсанят. Гибель птенцов старшего возраста была отмечена только однажды. В гнезде у Тальбе-яхи (северный берег оз. Ярро-то) были найдены остатки оперяющегося птенца, а недалеко от гнезда валялись перья второго птенца, уже покинувшего гнездо.



Фиг. 6. Кривые веса птенцов сапсана

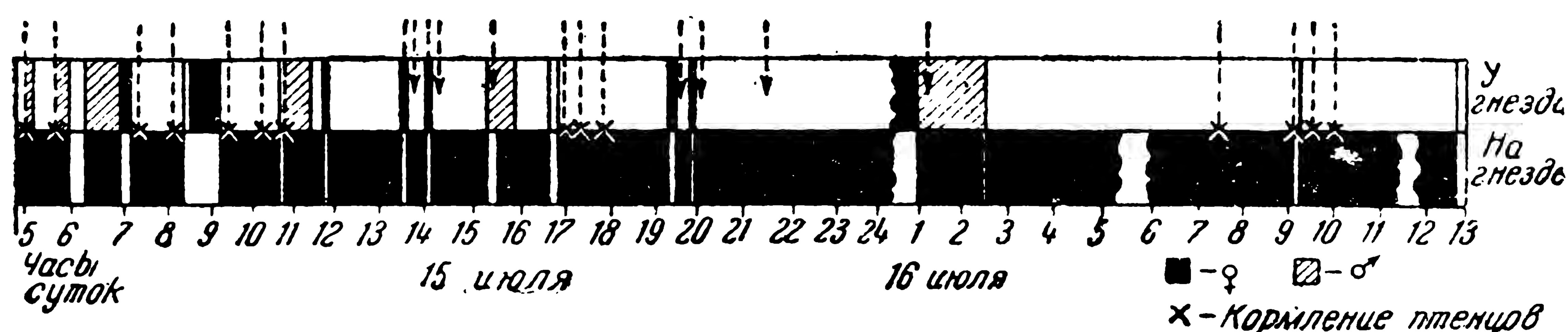
Смертность птенцов, связанную с недостатком корма нам отмечать не приходилось. Обычно сапсаны успешно выкармливают весь выводок, и даже при большой разнице в размерах развитие всех птенцов идет нормально. В гнезде № 5 (наблюдения 1941 г.) разница в возрасте четырех птенцов была около пяти дней, и самый маленький птенец отставал в росте от старших в течение трех недель, но позднее совершенно сравнялся с другими птенцами того же пола. Обычно на 7—10-й день различия в размерах разновозрастных

птенцов начинают перекрываться разницей, связанной с половым диморфизмом. На фиг. 6 видно, что приблизительно с этого момента кривые веса птенцов резко разделяются на две группы; принадлежность их к разным полам подтвердилась вскрытием четырех птенцов в конце гнездового периода.

Развитие птенцов можно разделить на два периода: 1) пуховые птенцы — от вылупления до двухнедельного возраста; 2) оперяющиеся птенцы — с двухнедельного возраста до вылета.

Это деление соответствует изменениям характера питания, способов и частоты кормления птенцов и поведения родителей.

Птенцы в первом пуховом наряде обладают не вполне совершенной терморегуляцией и требуют постоянного обогревания. В течение первой недели самка почти все время проводит в гнезде, и фактически ее поведение ничем не отличается от поведения во время насиживания. Последнее видно на фиг. 7, где представлены результаты суточного дежурства



Фиг. 7. Наблюдения у гнезда сапсана в первый период выкармливания птенцов

у гнезда с 2—5-дневными птенцами. На второй неделе (время развития второго пухового наряда) самка согревает птенцов в ночные часы и прикрывает их днем в дождливую погоду. С двухнедельного возраста (второй период развития) у птенцов окончательно устанавливается способность поддерживать собственную температуру тепла, и с этого времени самка никогда не сидит в гнезде. В это время птенцы одеты плотным вторым пуховым нарядом с пробивающимися пеньками перьев и при холодной погоде согреваются за счет собственного тепла, собираясь все в кучку. Даже в то время когда подросшие птенцы в возрасте 3.5—4 недель начинают разбредаться из гнезда, на ночь они всегда стремятся собраться вместе. 10/VII в 20 час. в гнезде № 5 все птенцы были вне гнезда на расстоянии 10 м, в 23 часа два птенца сидели в гнезде, прижавшись друг к другу, два были рядом под кустом ерника.

В первый период развития родители кормят птенцов преимущественно мелкой добычей, тогда как пища оперяющихся птенцов в основном состоит из добычи крупной и средней величины. Соответственно этому изменяется частота кормления. Пуховых птенцов, по наблюдениям 15/VII, родители кормили 10 раз в сутки (см. фиг. 7), оперяющихся птенцов (6—7/VIII) только четыре раза (два раза утром и два вечером). Средний промежуток между кормежками был 4—4.5 часа.

Уменьшение частоты кормления видно также из отдельных наблюдений, сведенных в табл. 6, стр 21.

С ростом птенцов изменяется не только видовой состав пищи и частота кормления, но и самый процесс кормления и связанное с ним поведение родителей. В первое время, когда самка согревает птенцов в течение круглых суток, самец обычно передает добычу самке, сидящей на гнезде. Из 10 наблюдений (дежурство 15/VII) самец восемь раз подлетал с добычей

Таблица 6

Частота кормления птенцов в разные периоды развития

Пуховые птенцы				Оперяющиеся птенцы			
Дата наблюдений (июль)	Время, часы	Продолжительность, часы	Число кормлений	Дата наблюдений (август)	Время, часы	Продолжительность, часы	Число кормлений
19	12—16	4	3	1	13—22	9	2
20	12—16	4	2	8	18—24	6	2
21	7—13	6	4	9	12—22	10	2
22	13—17	4	2	10	1—13	12	3
23	3—7	4	3				

к гнезду и только два раза передавал ее в воздухе вылетевшей навстречу самке. Во второй период, когда самка не сидит на гнезде, а держится в районе гнездового участка, передача добычи самке обычно происходит в воздухе. Из восьми наблюдений самец только один раз подлетал к гнезду.

При кормлении мелкой добычей самец приносит обычно неощипанных птиц, и самка ощипывает добычу прямо в гнезде. В это время весь лоток бывает усыпан перьями мелких птиц. Позднее, при питании более крупной добычей, самец приносит ощипанную птицу,[12] и самка после кормежки выносит из гнезда остатки корма, так что лоток совершенно не загрязняется.

При кормлении маленьких птенцов самка, как только получает добычу от самца, тщательно отделяет мясо от костей и кормит всех птенцов по очереди. Приблизительно с трехнедельного возраста птенцы сами пытаются рвать добычу, но самка продолжает кормить их; таким образом, если в гнезде имеется маленький, отстающий в развитии птенец, он получает пищу наравне с остальными.

В четырехнедельном возрасте самка начинает оставлять добычу в гнезде, но иногда все же подкармливает птенцов сама и всегда выносит остатки пищи. В это время птенцы начинают постепенно разбредаться из гнезда, а в возрасте пяти недель окончательно оставляют его. Посаженные в него вновь, они сразу же убегают и пытаются спрятаться вне гнезда. Это можно считать моментом вылета, хотя сапсанята только через 1—1.5 недели окончательно поднимаются на крыло. Во время вылета соколы начинают приносить птенцам неощипанных птиц, с которыми те расправляются самостоятельно. В это время у гнезда появляется много новых остатков пищи — результат работы самих птенцов. В период вылета принесенная добыча достается какому-нибудь одному из птенцов, и здесь уже не происходит равного разделения ее между всеми птенцами. По наблюдениям 14/VIII, птенцы разбрелись на расстояние 40 м от гнезда. В когтях одного птенца был совершенно целый зуек, остальные сидели голодные. Желудки четырех птенцов, покинувших гнездо, оказались

[12] Часть добычи ощипывается в районе гнездового участка, где всегда можно найти некоторое количество свежих перьев.

пустыми. В этот период птенцам, видимо, приходится переносить значительные голодовки. Однако гибель птенцов в период вылета от недостатка корма мало вероятна. В это время птенцы, подобно взрослым хищникам, приобретают способность переносить отсутствие пищи в течение продолжительного времени; возможность длительного голодания надо рассматривать как одно из основных приспособлений к хищничеству.

Время и интенсивность кормления зависит также от условий охоты. Так, в дождливую погоду 14/VII за 11 часов (с 13 до 24 час.) была отмечена только одна кормежка, тогда как на другой день, при хорошей погоде, сапсаны кормили птенцов 10 раз за сутки. Характер погоды не только непосредственно действует на интенсивность охоты соколов, но в основном влияет косвенным путем, нарушая активность птиц, служащих им пищей. Точно такое же значение имеет сильный ветер. Сапсаны избегают охотиться в ветреные дни, так же как и птицы, которых они ловят, не делают в это время больших открытых перелетов. Время охоты сапсана всецело зависит от суточной активности птиц. Несмотря на круглосуточное освещение, летом для большинства птиц характерен резко выраженный «ночной» перерыв в активности, приблизительно с 22 до 2—3 час. Соответственно этому соколы не охотятся в ночные часы и период с 23 до 3 час. обычно проводят на сторожевых пунктах у гнезда. Самая поздняя кормежка отмечена нами в 22 часа, самая ранняя — в 2 ч. 50 м.

При разновременном вылете птенцов родители продолжают носить корм в гнездо до вылета самого маленького. Это гарантирует от гибели последнего птенца. По всей вероятности, именно это заставляет старших птенцов долгое время держаться около гнезда. По наблюдениям у гнезда № 6, где разница между птенцами была семь дней, большой, хорошо летавший птенец все время держался у гнезда, пока там оставался маленький.

Интересно отметить, что в период вылета у птенцов резко меняется их поведение. Если в гнезде птенцы отличаются большой крикливостью и крик их во время кормежки слышен на значительное расстояние, то вне гнезда они становятся молчаливыми и скрытными. Найти в это время неподвижно сидящих сапсанят чрезвычайно трудно и в некоторых случаях оказалось невозможным. Позднее, когда птенцы начинают хорошо летать, обнаружить их присутствие значительно легче. Хорошо летающие птенцы еще длительное время продолжают держаться в районе гнездового участка. Последний раз выводок сапсанов у гнезда на р. Щучьей был отмечен 9/IX.

Материалы по росту птенцов и развитию их оперения, собранные при наблюдениях за пятью выводками 1941 г., сведены в табл. 7 и 8, стр. 23.

П и т а н и е. Исследование погадок и остатков пищи у гнезд сапсана позволило выявить некоторые особенности его питания:

1) Пища сапсана состоит почти исключительно из птиц, живущих в открытых местах. Птицы кустарниковых зарослей и другие виды добычи встречаются крайне редко.

2) Видовой состав отлавливаемых сапсаном птиц очень разнообразен. Сапсан ловит всех открыто летающих птиц, независимо от их размера. Нередко он нападает на мелких воробьиных птиц и в то же время с успехом справляется с видами крупнее себя.

Для характеристики способности сапсана ловить различных по размеру птиц, в таблицах по питанию мы выделяем три группы добычи — крупную, среднюю и мелкую.

К крупной добыче относятся виды, немного уступающие по величине сапсану или равные, а в некоторых случаях превосходящие его (куро-

Таблица 7

Развитие птенцов в первом периоде (пуховые птенцы)

Даты	Возраст, дни	Вес, г	Длина крыла, мм	Характеристика наряда
10—16/VII	1—5	55,64,69,78, 82,86	27,30,30, 32,33	Птенцы покрыты редким первым пуховым нарядом. Кожа не пигментирована или слегка пигментирована на крыльях. Когти и клюв белые или клюв слегка пигментирован.
14—18/VII	5—7	98,111,126, 141,160,165, 166,186,206, 239	35,37,38, 40,40,47, 59	Появляется пигмент на крыльях и немного на спине. По всему телу, кроме головы, пеньки второго пухового наряда. Первый пуховой наряд на спине достигает 13—16 мм.
19—21/VII	7—10	209,206,288, 296,358	54,55,53, 62,62	Появляются пеньки второго пухового наряда на голове и пеньки маховых и рулевых перьев.
18—23/VII	10—14	362,371,452, 528	81,83,97, 101	Птенцы покрыты плотным густым вторым пуховым нарядом. Первого наряда не видно. Величина пушинок второго пухового наряда на спине достигает 13—17 мм.

Таблица 8

Развитие птенцов во втором периоде (оперяющиеся птенцы)

Дата	Возраст, недели	Пол	Вес, г	Длина крыла, мм	Характеристика наряда
31/VII—6/VIII	до 3.5	самцы	621,722	185,197	Наряд пуховый. Пеньки перьев по всему телу, но скрыты под пухом. Видны только пеньки маховых и рулевых перьев. Позднее появляются перья на щеках, кроющие крыла, плечевые, подмышечные и перья надхвостья.
		самки	1014,1042	212,215	
8/VIII—20/VIII	4	самцы	672,707	202,216	Наряд из пуха и перьев. Длина пуха на спине достигает 35—40 мм.
		самки	1032	230	
10/VIII—12/VIII	4.5	самцы	665,662	220,220	Пух сохранился с нижней стороны тела и на ногах. На верхней стороне тела отдельные пушинки. Пух легко выдергивается.
		самки	952,972 992,937	245,270	
12/VIII 15/VIII	5	самцы	612,575	240,243	Пух в виде отдельных пушинок. Заканчивается рост седьмых маховых перьев (полностью развернуто опахало). Момент вылета.
		самки	1002,872	267,280	

патка, утки). В группу добычи средней величины входят в основном различные виды куликов и из воробьиных — дрозды. Наконец, к группе мелкой добычи относятся различные представители Passeriformes.

Здесь надо сказать несколько слов относительно методики сбора материала. Чтобы получить правильную картину, необходимо использовать все возможные данные по питанию и исследовать как остатки пищи, так и погадки. Остатки пищи обычно состоят из перьев крупных птиц, которых сапсан тщательно ощипывает. Погадки же содержат перья птиц мелких и средних размеров. В погадках часто невозможно точно определить вид добычи, но, как правило, можно установить ее величину. Параллельное исследование погадок и остатков пищи, взаимно дополняя те и другие анализы, позволяет судить о всем разнообразии птиц, служащих пищей сапсану.

Материал по питанию сапсана был собран в 1941 г. в долине р. Щучьей, а в 1942 г. — в водораздельной тундре севернее оз. Ярро-то. Сравнение материала из этих двух точек, приведенное в табл. 9, выявляет зависимость видового состава пищи сапсана от характера орнитофауны.

Речные долины, как указывалось выше, отличаются богатством и видовым разнообразием орнитофауны. В годы отсутствия основного кормового вида — белой куропатки, что имело место в 1941 г., ведущее значение в питании сапсана на р. Щучьей занимали кулики как наиболее массовая и легко доступная группа (42% встреч). В условиях водораздельной тундры, при общей бедности фауны птиц в этих местах, трудно выделить какие-нибудь виды или группы видов, имеющие основное значение в питании сапсана. Интересно отметить, что здесь по сравнению с долиной р. Щучьей сильно повышается удельный вес мелких воробьиных, главным образом за счет лапландского подорожника, в изобилии заселяющего открытые пространства тундры. Здесь же, правда в единичных случаях, в питании сапсана встречается чеккан-каменка, житель развеваемых ветром песков. Крупная добыча (утки, нырки, куропатки) как в районе речных долин, так и в высокой водораздельной тундре встречается приблизительно в одинаковом количестве (20—22%), несмотря на то, что эти птицы в условиях речной долины гораздо более многочисленны, чем на водоразделе. Видимо, в водораздельной тундре, при недостатке легко добываемых видов мелких птиц (куликов), сапсан в большей степени ловит крупные виды, которые в долине реки служат только дополнительным кормом. Интересно отметить, что в год высокой численности грызунов, каким был 1942 г., в водораздельной тундре сапсан в значительном количестве ловил копытного лемминга, и встречи мелких млекопитающих в его пище достигали здесь 32.5% против 4.1% в 1941 г.

При исследовании питания сапсана в отдельных гнездах удалось также отметить некоторую зависимость его от видового соотношения птиц в окружающем районе. Остатки пищи у гнезда сапсана на р. Щучьей с сильно заболоченной долиной на 85% состояли из куликов. Из 14 данных по питанию 12 принадлежало куликам (три турухтана, один чернозобик, одна золотистая ржанка, фифи и другие, ближе не определенные). У гнезд на обрывах р. Хе-яхи (приток р. Щучьей) мы сравнительно часто находили остатки белой трясогузки, которая в значительном количестве держалась по песчаным отмелям реки.

В тех случаях, когда сапсан гнездится в районе, изобилующем мелкими птицами, территория его охоты естественно сокращается. На р. Хе-яхе я наблюдала, как сапсан, отлетевший от гнезда, через 2—3 минуты вернулся с маленькой птичкой, видимо пойманной где-то поблизости. В связи с этим наблюдением интересно остановиться на вопросе о соотношении гнездового и охотничьего участков. По наблюдениям Г. Брюлля (Brüll, 1937), хищники никогда не ловят добычи вблизи гнезда, где у них

Таблица 9

Питание сапсана в разных типах тундры*

Видовой состав пищи	Долины рек Щучьей и Хе-яхи, 1941 г. (121 данное)		Водораздельная тундра к северу от оз. Ярро-то, 1942 г. (77 данных)	
	число встреч	%** встреч	число встреч	% встреч
Aves. Птицы	118	97.5	58	75.4
Крупная добыча	26	21.5	16	20.8
В том числе:				
Lagopus lagopus. Белая куропатка	8	6.6	9	11.7
Clangula hyemalis. Морянка	—	—	2	2.6
Anas crecca. Чирок-свистунок	9	7.4	2	2.6
Anas penelope. Свиязь	1	0.8	—	—
Nyroca marila. Морская чернеть	1	0.8	—	—
Anatidae. Утиные(бл. неопр.)	6	4.9	2	2.6
Stercorarius longicaudus. Длиннохвостый поморник	1	0.8	1	1.3
Средняя добыча	63	52.1	28	36.4
В том числе:				
Philomachus pugnax. Турухтан	2	1.7	2	2.6
Charadrius apricarius. Золотистая ржанка	2	1.7	1	1.3
Phalaropus lobatus. Плавунчик	1	0.8	4	5.1
Tringa glareola. Фифи	—	—	1	1.3
Tringa erythropus. Щеголь	1	0.8	—	—
Calidris alpina. Чернозобик	—	—	1	1.3
Capella. Бекасы (бл. неопр.)	3	2.5	1	1.3
Limicolae. Кулики и другая добыча средней величины (бл. неопр.)	51	42.1	15	19.6
Sterna paradisea. Полярная крачка	3	2.5	1	1.3
Turdus musicus. Дрозд-белобровик	—	—	1	1.3
Dryobates major. Большой пестрый дятел	—	—	1	1.3
Мелкая добыча	14	11.6	14	18.2
В том числе:				
Calcarius lapponicus. Лапландский подорожник	3	2.5	6	7.8
Luscinia svecica. Варакушка	1	0.8	—	—
Oenanthe oenanthe. Чеккан-каменка	—	—	1	1.3
Passeriformes. Воробьиные и другая добыча мелкой величины (бл. неопр.)	10	8.3	7	9.1
Mammalia. Млекопитающие	5	4.1	25	32.5
В том числе:				
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	2	1.7	24	31.2
Microtus. Полевки (бл. неопр.)	1	0.8	—	—
Microtinae. Полевки (бл. неопр.)	2	1.7	1	1.3

* В таблице сведен материал, собранный в районе гнездовых участков, отражающий питание взрослых сапсанов. Материал по питанию птенцов обработан отдельно.

** В этой и во всех следующих таблицах проценты, характеризующие частоту встреч, вычислены по отношению к общему количеству исследованных данных. За одно «данное» считается желудок хищника, его погадка, или остатки растерзанной добычи. Так как в одном желудке или погадке может быть встречено несколько экземпляров птиц или млекопитающих, то проценты, вычисленные для отдельных видов, в сумме не равняются проценту встреч более крупных систематических групп, а общая сумма процентов всегда будет больше 100.

все действия подчиняются инстинктам, связанным с гнездом (инстинкт постройки, спаривания, насиживания, выкармливания и главным образом защиты). Только на значительном расстоянии, за пределами гнездового участка, у хищника начинает господствовать инстинкт нападения на добычу. Таким образом, по теории Брюлля, гнездовой и охотничий участки точно разграничены, но это разграничение не будет строго территориальным. По наблюдениям Ц. Демандта (Demandt, 1937), как только сапсан отправляется на охоту, у него сразу рефлекс нападения подавляет все другие инстинкты, и, при наличии добычи, он может бить ее в непосредственной близости от гнезда.

Сезонные изменения в питании сапсанов. Большая пластичность в ловле различных птиц выражается также в сезонной изменчивости питания сапсана, которая связана с изменением численности и доступности птиц в разные периоды их жизни. В соответствии с этим мы выделяем следующие периоды в питании сапсанов:

1) ранний весенний (вторая половина мая) — до прилета основной массы птиц;

2) весенний (июнь) — период прилета и начала гнездования птиц;

3) ранний летний (1—20/VII) — вылет воробьиных;

4) летний (20/VII—15/VIII) — подъем на крыло большинства птиц;

5) осенний (15/VIII—10/IX) — время кочевок и отлета.

Из этих периодов ранний весенний период — наиболее голодный. По наблюдениям весной 1942 г., сапсаны прилетели при еще полном снежном покрове, за две недели до прилета основной массы птиц. В водораздельной тундре у центральных озер Ярро-то сапсан появился 14/V, тогда как прилет первых куликов происходил 27/V, а уток и нырков (*Anas acuta* и *Clangula hyemalis*)—2/VI. Основным кормом в первые две недели после прилета служит куропатка — единственный вид, обильный и легко доступный в это время. Все остатки куропаток, найденные у гнезд сапсана в первой половине лета, имели зимнее оперение лапок, из чего можно заключить, что время их ловли относится именно к ранневесен нему периоду. По литературным данным, в Енисейской тундре в первые дни после прилета сапсан, кроме белой куропатки, ловит также пуночек (*Plectrophenax nivalis*), которых он может бить низко, над поверхностью еще сохранившегося снежного покрова (Seebohm, 1901). На Ямале охоту за пуночками нам наблюдать не приходилось. Основной пролет пуночек проходит в конце апреля — начале мая, и ко времени появления сапсана в тундре встречаются только отдельные запоздавшие стайки. В конце мая, в период таяния снега, такой специализированный орнитофаг, как сапсан, нередко ловит грызунов, в частности копытного лемминга. Последний в это время расселяется по обнажившимся от снега склонам, и сапсан легко ловит этого медлительного и мало подвижного зверька. В начале июня в водораздельной тундре, где копытный лемминг является основным видом грызунов, мне приходилось находить у гнезд одновременно свежие остатки пяти экземпляров леммингов. По материалам 1942 г., встречи копытного лемминга в весеннем питании сапсана составляют 42%.

Таким образом, в ранневесенний период сапсан целиком существует за счет местных ресурсов (белая куропатка, лемминги), а при недостатке этих кормов голодает.

В весенний период, с момента появления куликов и других видов летующих в тундре птиц, сапсан сразу переключается на свойственные ему корма. Свежие погадки с перьями куликов я находила на третий день после появления этих птиц. Видовой состав птиц, отлавливаемых в ве-

сеннее время, отличается большим разнообразием. Все кулики в период брачных игр и токовых полетов легко доступны для сапсана. Кроме того, на весеннем пролете сапсан имеет возможность ловить такие виды, как *Turdus musicus* (см. табл. 10), который в летнее время придерживается зарослей кустарников и совершенно недоступен для этого сокола.[13]

Материал по ранневесеннему и весеннему периодам объединен в табл. 10, где параллельно приведены данные по питанию сапсанов за 1941 и 1942 гг.

Таблица 10

Питание сапсанов в ранневесенний и весенний периоды (конец мая—июнь)

Видовой состав пищи	Долина р. Щучьей, 1941 г. (28 данных)		Водораздельная тундра. оз. Ярро-то 1942 г. (55 данных)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Aves. Птицы	28	100	37	67.3
Крупная добыча	15	53.6	11	20.0
В том числе:				
Lagopus lagopus. Белая куропатка	7	25.0	9	16.4
Anas crecca. Чирок-свистунок	7	25.0	1	1.8
Clangula hyemalis. Морянка	—	—	1	1.8
Stercorarius longicaudus. Длиннохвостый поморник	1	3.6	—	—
Средняя добыча	10	35.7	21	38.2
В том числе:				
Phalaropus lobatus. Плавунчик	—	—	4	7.3
Philomachus pugnax. Турухтан	—	—	1	1.8
Charadrius apricarius. Золотистая ржанка	—	—	1	1.8
Calidris alpina. Чернозобик	—	—	1	1.8
Tringa glareola. Фифи	—	—	1	1.8
Capella. Бекасы (бл. неопр,)	1	3.6	1	1.8
Limicolae. Кулики (бл. неопр.)	8	28.5	11	20.0
Sterna paradisea. Полярная крачка	1	3.6	—	—
Turdus musicus. Дрозд-белобровик	—	—	1	1.8
Мелкая добыча	3	10.7	5	9.1
В том числе:				
Calcarius lapponicus. Лапландский подорожник	—	—	1	1.8
Passeriformes. Воробьиные (бл. неопр.)	3	10.7	4	7.3
Mammalia. Млекопитающие	1	3.6	24	43.6
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	1	3.6	23	41.8
Microtinae. Полевки (бл. неопр.)	—	—	1	1.8

Здесь надо отметить, что в 1941 г. материал по весеннему питанию был собран только в начале июля, и именно этим объясняется незначительное число встреч куликов и других мелких птиц, остатки которых хуже сохраняются. Материал 1942 г. указывает на большое разнообразие отлавливаемых сапсаном птиц, среди которых так же, как и в 1941 г.,

[13] По летним наблюдениям 1941 г., в устье р. Хе-яхи, в пределах 2 км от гнезда сапсана, было три гнезда дроздов, которые в значительном количестве держались и среди приречных кустов, однако мы ни разу не отмечали их в остатках пищи сапсана.

преобладала белая куропатка. Кроме нее для 1941 г. характерно значительное число встреч чирка-свистунка — очень обычного вида в долине р. Щучьей. Мелкие воробьиные по материалам 1941 и 1942 гг. в этот период не имеют большого значения.

Сезонное изменение роли различных видов птиц в раннелетний и летний периоды удалось выяснить при детальном изучении питания птенцов сапсана в 1941 г. на р. Щучьей. В первые две недели после вылупления основу питания птенцов составляют почти исключительно мелкие воробьиные (81.5% от общего числа данных) (см. табл. 11).

Таблица 11

Материалы по питанию молодых сапсанов (лето 1941 г., р. Щучья)

Видовой состав пищи	I период с 10 по 20/VII (27 данных)		II период с 20/VII по 15/VIII (37 данных)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Aves. Птицы	26	96.3	35	94.6
Крупная добыча	1	3.7	12	32.4
В том числе:				
Lagopus lagopus. Белая куропатка	—	—	1	2.7
Anas acuta. Шилохвость	—	—	1	2.7
Anas. Утки (бл. неопр.)	—	—	2	5.4
Clangula hyemalis. Морянка	1	3.7	—	—
Anas, Nyroca. Утки, нырки (бл. неопр.)	—	—	6	16.2
Stercorarius longicaudus. Длиннохвостый поморник	—	—	1	2.7
Asio flammeus. Болотная сова	—	—	1	2.7
Средняя добыча	3	11.1	18	48.6
В том числе:				
Philomachus pugnax. Турухтан	1	3.7	7	19.0
Capella. Бекасы (бл. неопр.)	1	3.7	3	8.1
Charadrius apricarius. Золотистая ржанка	—	—	1	2.7
Charadrius hiaticula. Галстучник	—	—	1	2.7
Limicolae. Кулики (бл. неопр.)	1	3.7	4	10.8
Sterna paradisea. Полярная крачка	—	—	1	2.7
Dryobates major. Большой пестрый дятел	—	—	1	2.7
Мелкая добыча	22	81.5	5	13.5
В том числе:				
Calcarius lapponnicus. Лапландский подорожник	11	40.7	2	5.4
Motacilla alba. Белая трясогузка	8	29.6	—	—
Anthus cervinus. Краснозобый конек	2	7.4	1	2.7
Luscinia svecica. Варакушка	1	3.7	—	—
Passeriformes. Воробьиные (бл. неопр.)	—	—	2	5.4
Mammalia. Млекопитающие	1	3.7	2	5.4
В том числе:				
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	—	—	2	5.4
Microtinae. Полевка (бл. неопр.)	1	3.7	—	—

В середине июля у всех видов воробьиных птиц происходит вылет молодых; большое количество плохо летающих подлетков делает эту группу наиболее доступной для орнитофагов. Представители других отрядов птиц в это время ведут скрытный образ жизни. Все виды куликов в июле держатся с выводками пуховых птенцов. Нырки в это время сидят еще на яйцах (вылупление в 20-х числах июля). Благородные утки уже имеют птенцов, но выводки скрываются в травянистых зарослях по берегам озер. Выводки куропатки обычно держатся в зарослях ивняка по берегам ручьев и для сапсана совершенно недоступны.

Во второй период выкармливания птенцов (конец июля — вторая половина августа) характер питания сапсанов резко меняется. В первую очередь снижается число встреч мелких воробьиных птиц. После того как вылетевшие молодые окончательно окрепнут, охота на мелких птиц не оправдывает затрат энергии. Кроме того, в конце июля — начале августа другие группы птиц средних и крупных размеров переходят к менее скрытному образу жизни и становятся более доступными для сапсана. В середине августа поднимаются на крыло молодые кулики. При разнообразии отлавливаемых куликов вся группа этих птиц по числу встреч занимает в питании сапсана первое место. В период с 24/VII по 13/VIII начинают подлетывать птенцы белой куропатки, и ловля их для сапсана не представляет большого труда. По материалам Т. Н. Дунаевой (1941) видно, что в это время выводки куропатки наиболее сильно страдают от хищников.

Второй период выкармливания птенцов сапсана характеризуется также увеличением значения других видов крупных птиц (утки, нырки). При наличии маленьких птенцов, — независимо от того, держатся ли они в зарослях травянистых берегов (благородные утки), или на открытом зеркале озер (нырки), или же бродят по склонам увалов (гуси), — взрослые птицы редко поднимаются от выводков на крылья и поэтому птенцы не подвергаются нападению сапсанов. Увеличение значения этих видов в питании сапсана связано с подрастанием выводков и переходом их к самостоятельному образу жизни. Благородные утки заканчивают период размножения в половине августа; большинство их сразу после этого откочевывает на места линьки в южные районы тундры. В связи с этим они очень скоро выключаются из биоценоза тундры. Нырки и гуси начинают линять в начале августа, еще до окончания периода размножения. В течение линьки маховых перьев эти виды также исключаются из сферы деятельности сапсана, и общий период их малой доступности, связанный с временем размножения и линьки, затягивается до конца августа.

В середине августа, когда молодые сапсаны покидают гнезда, начинается осенний период в жизни соколов. К сожалению, у нас нет фактического материала по питанию сапсанов в это время, и о значении тех или иных видов птиц мы можем судить только косвенным путем, учитывая изменения в их биологии. Во второй половине августа — начале сентября происходит отлет основной массы птиц. Птицы, готовящиеся к отлету и кочующие стайками, наиболее доступны для сапсана и в это время: так же как и весной, он может ловить самые разнообразные виды.

По мере отлета разнообразие доступных для сапсана птиц сокращается. Все кулики в основном улетают до 1/IX. В сентябре питание сапсанов базируется на крупной по размеру добыче. Можно предположить, что в это время в его питании опять происходит увеличение значения куропатки и закончивших линьку нырков.

Из интересных находок в питании сапсанов надо отметить встречи большого пестрого дятла. В 1941 г. остатки *Dryobates major* были найдены 14/VIII у гнезда сапсанов в 20 км от устья Хе-яхи и в 60 км от редколесья по р. Танловой (67° 30′). В 1942 г. большой пестрый дятел был найден среди остатков корма на месте гнездовья сапсанов в верховьях р. Ягоды-яхи (Тир-седе) на 68° с. ш., в 90 км от лиственного редколесья по долине этой реки. Вполне очевидно, что дятел, глубоко специализированный вид лесной зоны, доступен для сапсана только в период случайных залетов в открытую тундру во время осенних кочевок.

Таким образом, из анализа особенностей питания сапсана во время пребывания его в тундре выясняется, что сезонная изменчивость в его питании связана с различными биологическими моментами в жизни отлавливаемых им птиц.

Изменения питания сапсана по годам. В различные годы питание сапсана может изменяться в зависимости от вариаций количественных соотношений среди животных, служащих ему пищей. Из животных, которыми питается сапсан, годовые колебания численности резко выражены только у белой куропатки и копытного лемминга. Колебания численности леммингов имеют значение в ранневесенний период, когда для сапсана возможности выбора корма очень ограничены (см. табл. 10).

Колебания численности белой куропатки имеют большее значение потому, что обилие или отсутствие ее может изменять картину питания сапсана в течение всего пребывания в тундре. В годы наших работ (1941—1942 гг.) численность куропатки была очень низка и, в связи с этим, частота встреч ее в питании сапсана колебалась от 6.6 до 11.7% (см. табл. 9). По материалам Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), в 1939 г. в районе р. Щучьей число куропаток было очень велико и в соответствии с этим в пище сапсана они составляли 40.5%, причем 13% падало на молодых.

В годы обилия куропатки снижается воздействие соколов на другие группы птиц и годовые изменения в его питании сводятся к перераспределению значения отдельных групп птиц. В табл. 12 приведены материалы по питанию сапсанов в районе р. Щучьей за 1939 г. (работа Дунаевой и Кучерука) и за 1941 г. (наши наблюдения), причем сбор остатков пищи производился у одних и тех же гнезд.

Таблица 12

Питание сапсана в долине р. Щучьей в разные годы

Виды пищи	1939 г. (37 данных)		1941 г. (121 данное)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Белая куропатка . .	15	40.5	8	6.6
Утки и нырки . . .	5	13.5	17	14.0
Кулики	8	21.6	60	49.6
Воробьиные	8	21.6	14	11.6
Полевки	1	2.7	5	4.1

Из таблицы видно, что если в 1939 г. соколы питались в основном куропаткой, то в 1941 г. вся тяжесть пропитания сапсанов ложилась на группу куликов. Широкие возможности ловли тех или иных видов

птиц позволяют сапсану при недостатке белой куропатки переключаться на питание другими видами.

Дербник (*Falco columbarius regulus* Pall.)

В тундре Южного Ямала дербник гнездится только по речным долинам с древесной и кустарниковой растительностью. В открытой тундре мы никогда не находили его гнезд, хотя в 1942 г. пролетающий дербник был отмечен у оз. Ярро-то.

Наблюдения за гнездящимися парами относятся к 1941 г. — к периоду работы на р. Щучьей. Здесь нам было известно два гнезда: одно на вершине сломанной лиственницы, на высоте около 4 м от земли, другое в 3 км от предыдущего, в устье р. Хе-яхи, на земле среди кустов ерника. Гнездо на лиственнице было сложено из большого количества сучьев и имело хорошо утоптанный и широкий лоток; видимо, дербники гнездились в нем и раньше. В районе второго гнезда Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук (1941) отмечали гнездование дербников в 1939 г.

Эти факты указывают на то, что дербник, так же как и сапсан, из года в год придерживается одних и тех же гнезд или гнездовых участков.

Материал по развитию и выкармливанию птенцов ограничивается отрывочными наблюдениями за этими гнездами. 14/VII в гнезде № 1 было пять птенцов во втором пуховом наряде, причем у старших уже пробивались пеньки перьев. Разница в размерах птенцов была довольно значительной. В дальнейшем возрастные отличия в величине, так же как и у сапсанов, перекрылись различиями размеров птиц разного пола (см. табл. 13).

Таблица 13

Вес и размер птенцов дербника в гнезде № 1

№ птенцов	14/VII 1941 г.		24/VII 1941 г.	
	вес, г	длина крыла, мм	вес, г	длина крыла, мм
1	141	75	195	145
2	146	80	245	150
3	162	83	230	140
4	130	—	Взят из гнезда	
5	89	48	237	128

24/VII возрастные различия птенцов сказывались только в характере оперения. У первых трех птенцов перья уже в основном прикрывали пух, тогда как у пятого птенца пеньки перьев были еще спрятаны под пухом и, кроме маховых и рулевых, выступали плечевые и перья на боках тела.

Различия в возрасте птенцов не препятствуют дербникам успешно выкармливать весь выводок. Это связано с характером питания дербников и способом кормления птенцов.

24/VII старшие птенцы уже вылезали из гнезда и сидели на ветвях лиственницы, тогда как младший птенец еще оставался в гнезде. Самка, прилетая с добычей, кормила в первую очередь птенца, находившегося в гнезде, а старшие птенцы вынуждены были спускаться в гнездо, чтобы получить пищу. Несмотря на то, что большие птенцы уже пытались сами

рвать добычу, самка продолжала кормить птенцов, так что распределение пищи происходило равномерно. 5/VIII все птенцы благополучно покинули гнездо. После вылета из гнезда принесенная добыча, естественно, доставалась какому-нибудь одному птенцу, но гибели птенцов от недоедания мы не отмечали. Способы кормления птенцов одинаковы у всех соколов-орнитофагов, и это, при достаточном количестве пищи, обеспечивает нормальное развитие всего выводка.

Время и интенсивность кормления птенцов, так же как и у сапсана, всецело зависят от характера деятельности мелких птиц. В конце июля — начале августа, когда солнце начинает скрываться за горизонтом, лапландские подорожники уже в 21—22 часа устраивались на ночлег. Соответственно с этим 24/VII дербники не кормили птенцов после 21 часа, а первая утренняя кормежка 25/VII была отмечена в 4 ч. 15 м. Точно так же частота кормления зависит от активности птиц при разной погоде. 25/VII, во время дождя, за 18 час. наблюдений дербники кормили птенцов только три раза, тогда как в ясное утро 26/VII с 5 до 8 час. было две кормежки.

Материал по питанию дербников был собран в конце гнездового периода, когда покинувшим гнездо птенцам родители стали приносить неощипанных птиц. До этого времени ни в гнезде, ни у гнезда мы не находили никаких остатков пищи. После вылета птенцы первое время затаиваются; под пнями и деревьями, на которых они неподвижно сидят, скопляются остатки их пищи. У одного пня мы нашли одновременно остатки трех лапландских подорожников, двух краснозобых коньков, одного кулика. копытного лемминга и большую узкочерепную полевку.[14]

На Ямале основу питания дербника составляет *Calcarius lapponicus* — житель открытых пространств тундры. Масса воробьиных птиц, заселяющая приречные кустарники, почти не подвергается нападениям дербника; в его пище эти виды встречаются в единичных случаях.

Среди пойманных дербником птиц мы отмечали многочисленных молодых вывода текущего года. Из 26 экземпляров *Calcarius lapponicus* 12 было молодых; из 12 коньков (*Anthus cervinus*) — шесть; кроме того, были отмечены остатки молодых экземпляров *Luscinia svecica, Emberica pusilla, Turdus pilaris, Charadrius apricarius* и *Capella media*.

Всего из 50 определенных видов птиц 23 вида были птицы этого года, что составляет 46%. К молодым птицам мы относили экземпляры только с достоверными признаками (не вполне развившиеся маховые, мягкие кости и т. д.), так что приведенные цифры могут быть даже преуменьшены за счет тех случаев, когда возраст птицы не удавалось определить. Эти материалы показывают, что после вылета птенцов воробьиных дербник в основном питается молодыми птенцами, еще не в совершенстве владеющими полетом, как наиболее массовыми и легко доступными. Время обилия воробьиных совпадает с периодом наиболее усиленного роста птенцов дербника, когда потребность в пище наиболее велика. Вылет птенцов воробьиных происходит в десятых числах июля, когда в гнездах дербника имеются птенцы приблизительно недельного возраста.

В 1939 г. в районе наших работ материал по питанию дербника был собран Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучеруком (1941). Это дает возможность сравнить материалы по питанию дербника, собранные в разные годы в одном и том же месте (табл. 14).

---

[14] Интересно отметить, что не все птенцы одинаково расправлялись с добычей: одни, подобно взрослым птенцам, выщипывали отдельные перья, другие отрывали маховые вместе с крылом.

Таблица 14

Летнее питание дербника в долине р. Щучьей (устье р. Хе-яхи)

Видовой состав пищи	1939 г. (57 данных)		1941 г. (58 данных)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Aves. Птицы	56	98.2	56	96.5
Passeriformes. Воробьиные	43	75.4	53	91.4
В том числе:				
Calcarius lapponicus. Лапландский подорожник	26	45.6	26	44.8
Anthus cervinus. Краснозобый конек	1	1.8	12	20.7
Anthus. Коньки (бл. неопр.)	—	—	3	5.2
Acanthis flammea. Чечотка	2	3,5	3	5.2
Emberiza pusilla. Овсянка-крошка	—	—	2	3.5
Eremophila alpestris. Рогатый жаворонок	—	—	1	1.7
Turdus pilaris. Дрозд-рябинник	—	—	1 (juv.)	1.7
Oenanthe oenanthe. Чеккан-каменка	1	1.8	—	—
Luscinia svecica. Варакушка	—	—	2	3.5
Fringilla montifringilla. Юрок	1	1.8	—	—
Passeriformes. Воробьиные (бл. неопр.)	12	21.1	3	5.2
Limicolae. Кулики	10	17.5	3	5.2
В том числе:				
Calidris temminckii. Белохвостый песочник	9	15.8	1	1.7
Charadrius apricarius. Золотистая ржанка	—	—	1 (juv.)	1.7
Charadrius morinellus. Глупая ржанка	1	1.8	—	—
Capella media. Бекас	—	—	1 (juv.)	1.7
Galliformes. Куриные	1	1.8	—	—
В том числе:				
Lagopus lagopus. Белая куропатка	1	1.8	—	—
Anseriformes. Гусеобразные	2	3.5	—	—
В том числе:				
Anas crecca. Чирок-свистунок	1	1.8	—	—
Nyroca. Нырок (бл. неопр.)	1	1.8	—	—
Mammalia. Млекопитающие	1	1.8	2	3.5
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	1	1.8	1	1.7
Stenocranius gregalis major. Большая узкочерепная полевка	—	—	1	1.7

В оба года основу питания дербника составляли *Calcarius lapponicus*. Число встреч его почти не изменялось —45.6% в 1939 г. и 44.8% в 1941 г. В противоположность этому значение некоторых других видов птиц очень изменчиво. Если в 1939 г. встречи белохвостого песочника составляли 15.8% и этот вид занимал второе место по значению в питании, то в 1941 г. он был отмечен только в одном случае. Наоборот, краснозобый конек в материалах 1939 г. был отмечен только один раз, тогда как в 1941 г. на встречи коньков падает 25.9% (20.7%— *Anthus cervinus* и 5.2%— *Anthus*, бл. неопр.).

Эти данные определенно доказывают наличие колебаний численности некоторых видов летующих в тундре птиц. Явление это тем более интересно, что колебания численности птиц изучены очень слабо, а для мелких воробьиных и куликов совсем не установлены. Возможно, что колебания численности по годам у краснозобого конька и белохвостого песочника связаны с дальностью их пролетных путей. *Calidris temminckii* зимует по берегам Средиземного моря, в Северной, Центральной и Южной Африке; *Anthus cervinus* улетает в Северную Африку, Южную Азию и на Зондский архипелаг. Вероятно, условия зимовки и перелета, неодинаковые в различные годы, определяют численность этих видов в течение летнего периода в тундре. Численность лапландского подорожника, откочевывающего на зиму на незначительные расстояния к югу, не подвержена столь резким колебаниям.

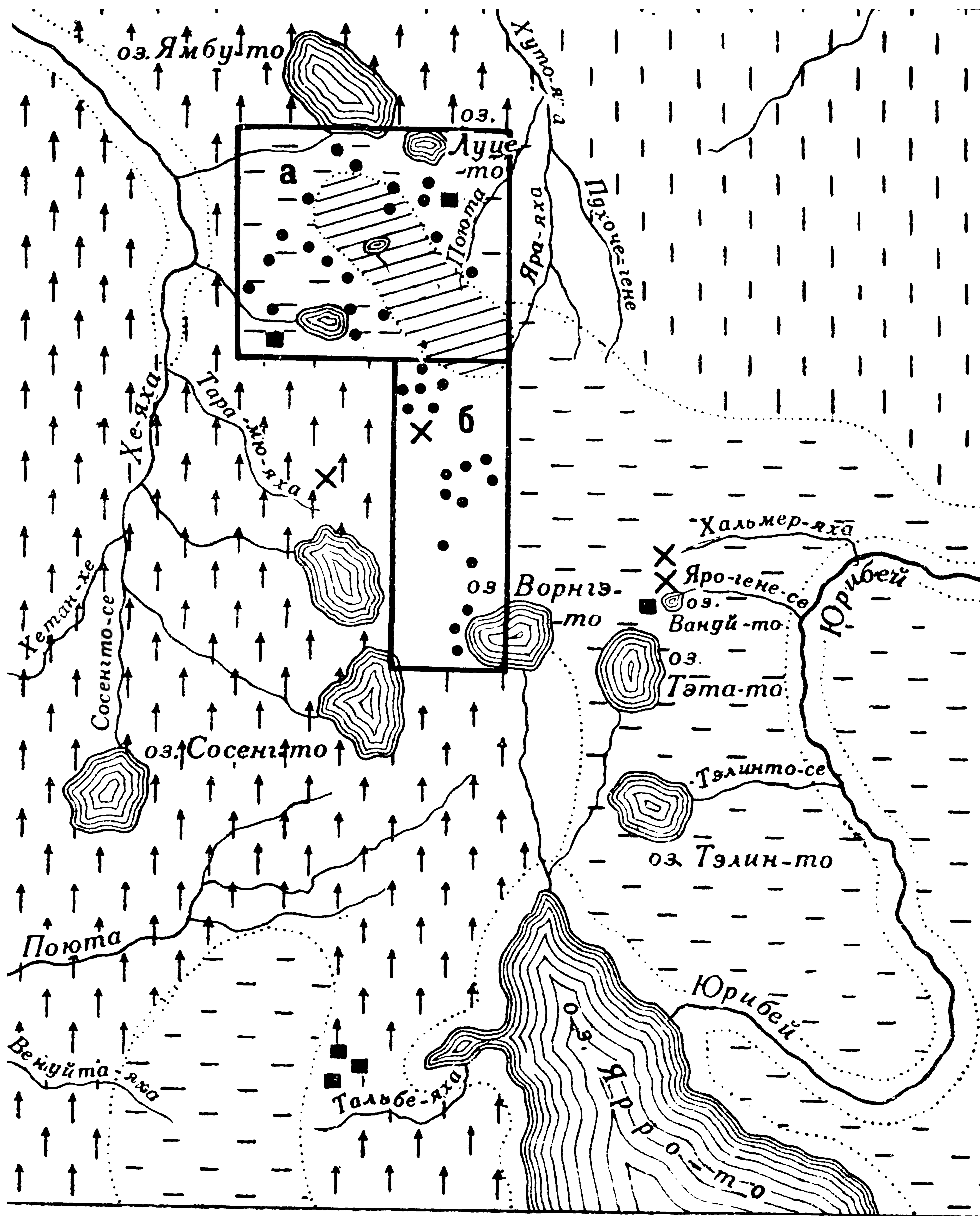
Изменения численности отдельных видов птиц нарушают видовые соотношения в составе корма дербника, но при способности ловить самых различных птиц они не вносят более глубоких изменений в образ его жизни. По нашим материалам, дербник ловит в тундре 16 различных видов птиц, указанных в таблице. Это позволяет ему легко переходить в питании с одного вида на другой.

Такая пластичность в отношении выбора корма обеспечивает дербнику нормальное существование в тундре, независимо от изменения состава орнитофауны по годам. Тундру дербник покидает в последней декаде августа вместе с основной массой мелких воробьиных птиц. В начале сентября в тундре встречаются только стайки лапландских подорожников, а по кустам у реки держатся стайки чечоток; остальные мелкие птицы отлетают раньше.

Мохноногий канюк (*Buteo lagopus lagopus* Pontopp.)

Распределение на гнездовье и расположение гнезд. В годы, богатые грызунами, мохноногий канюк —наиболее обычный и широко распространенный хищник тундры. Он гнездится в самых разнообразных местах от сухих лишайниковых склонов до сырых сфагновых низин. В 1942 г. наибольшую плотность его гнезд мы отмечали в сильно пересеченной местности севернее оз. Ворнгэ-то, где преобладали мохово-ерниковые ассоциации, наиболее плотно заселенные различными видами мышевидных грызунов. В этих местах расстояние между гнездами в среднем было 2—3 км, но нередко сокращалось до 1—1.5 км. В отдельных случаях можно было видеть одновременно до шести гнездящихся пар. Всего на площади в 120 км^2 было найдено 17 гнезд, следовательно охотничья территория одной пары была около 7 км^2 (учет на площади *a*; см. карту распределения гнезд, фиг. 8). В более приподнятой местности у оз. Ямбу-то, где основной фон составляла сухая лишайниковая тундра, бедная мышевидными грызунами, гнезда канюков были более разбросаны и не образовывали тесных скоплений. Среднее расстояние между гнездами здесь было 3—4 км, редко 2—2.5 км. На площади в 225 км^2 было найдено 19 гнезд, что составляет 12 км^2 на одну пару (см. фиг. 8, участок *b*). Надо отметить, что в учетную площадку вошел участок около 50 км^2 плакорной лишайниковой тундры, совершенно не заселенной канюками. Здесь мы отмечали также и полное отсутствие грызунов.

Местоположение самых гнезд у канюков очень сильно варьирует. Мы находили гнезда на обнаженных песчаных обрывах, на пологих склонах и в сырых сфагновых низинах. В отличие от сапсана, канюки устраивают



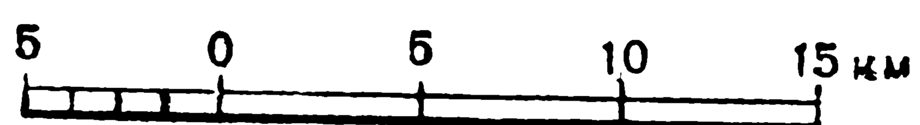
● Гнезда Buteo lagopus

× » Nyctea scandiaca

■ » Falco peregrinus



Масштаб



Фиг. 8. Распределение гнезд пернатых хищников в водораздельной тундре севернее Ярро-то

1 — водораздельное плато (лишайниковая тундра); *2* — лишайниковая кочкарная тундра; *3* — мохово-лишайниковая с ерником тундра; *4* — мохово-лишайниковая пятнистая тундра с ерником

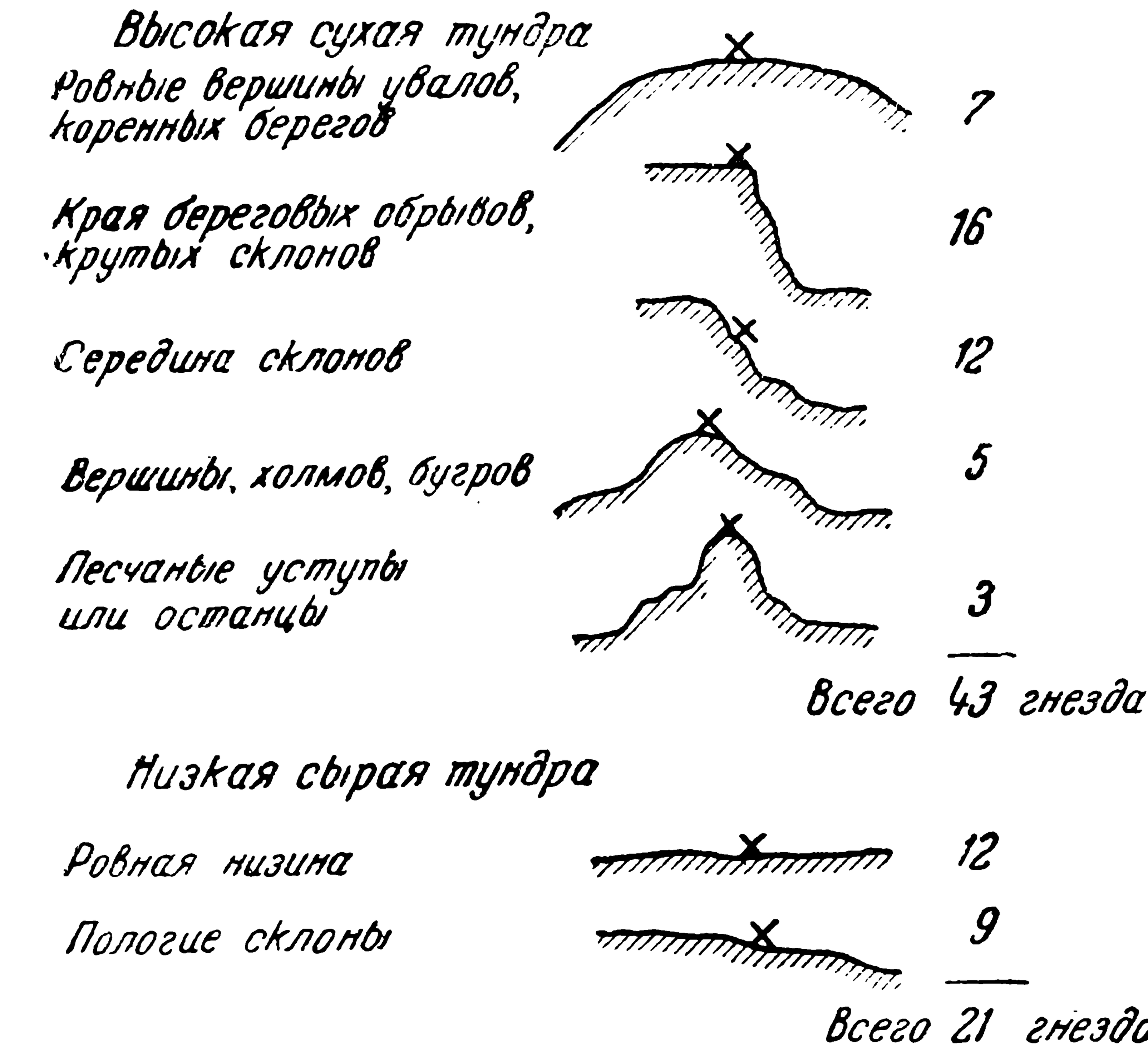
гнезда без всякой защиты, независимо от экспозиции склона и характера микрорельефа (фиг. 9). Из табл. 15 видно также, что положение гнезд не зависит от характера почвы и травянистого покрова.

Таблица 15

Микростации гнездования канюков

Типы тундры		Число гнезд	% к общему числу гнезд
Низкая, сырая	Кочкарно-сфагново-ерниковая	10	18
	Мохово-ерниковая	12	22
Высокая, сухая	Лишайниковая	7	13
	Разнотравье по береговым склонам	16	29
	Незадерненные песчаные обрывы	10	18

Такая нетребовательность к условиям гнездования связана с наличием большого гнезда: кольцо сучьев карликовой березки и других кустарников защищает от ветра, а травянистая выстилка изолирует лоток от непосредственного влияния вечной мерзлоты.



Фиг. 9. Расположение гнезд канюка

Что определяет местоположение гнезда — трудно сказать. Очень часто в пределах гнездового участка имеются самые разнообразные условия, и в разных случаях гнезда расположены различно. Приведем наиболее характерные описания гнезд.

1) Гнездо № 6, в 10 км к югу от оз. Ворнгэ-то, расположено на пологом склоне сырой сфагново-ерниковой тундры. Сделано между кочками и совершенно не возвышается над ним. В 50 м от гнезда небольшой ручей с высоким противоположным берегом. Склоны покрыты сухими лишайниками, на вершинах их — обнаженный, развеваемый ветром песок. У песчаных останцов много погадок и перьев канюков, использующих останцы для отдыха и наблюдений за гнездом.

2) Гнездо № 7 у оз. Ворнгэ-то. Сделано на вершине сухого галечно-песчаного склона. Место ровное, слабо покрыто лишайниками. Гнездо расположено совершенно открыто и возвышается над поверхностью почвы на 15 см. Внизу склона, при спуске к озеру, есть сырые кочкарно-моховые места.

3) Гнездо № 19, в 10 км от оз. Ямбу-то, расположено в долине ручья, на вершине хорошо задерненного, покрытого луговым разнотравьем склона. Рядом обнаженные песчаные останцы и уступы.

4) Гнездо № 20, в 7 км от оз. Ямбу-то, на краю песчаного обрыва к озеру. Рядом более пологие задерненные склоны.

При общем разнообразии в расположении гнезд все же возвышенные точки (уступы, обрывы, холмы) занимаются в первую очередь. Это можно заключить из того, что первые случаи вылупления птенцов (9—10/VII, а также и вылет (12—14/VIII) были отмечены в гнездах, сделанных на возвышенных местах. Наоборот, гнезда, сделанные в низких участках мохово-ерниковой тундры и не имеющие вблизи возвышений, удобных для наблюдения, заселяются канюками при недостатке других подходящих мест. В этих гнездах мы отмечали более позднее вылупление и вылет птенцов. В местах, где канюки заселяли тундру, с наибольшей плотностью, в гнездах на возвышенных участках птенцы были обычно старше по возрасту, чем птенцы в соседних гнездах, расположенных среди пологих склонов или в низинах. Приведем несколько примеров.

1) Два гнезда на расстоянии 1.5 км друг от друга. Первое гнездо на высоком берегу реки с крутым склоном. В гнезде четыре птенца во втором пуховом наряде с пробивающимися пеньками маховых, рулевых и плечевых перьев. 22/VII вес птенцов от 300 до 600 г, возраст от 10 до 15 дней. Второе гнездо расположено среди мохово-ерниковых кочек у самого ручья. Кругом пологие, покрытые ерником склоны. 22/VII в гнезде три птенца весом от 95 до 350 г. Маленький птенец в первом пуховом наряде с пробивающимися пеньками второго пухового наряда. Возраст птенцов от 4 до 10 дней.

2) Три гнезда на расстоянии 1.5—2 км друг от друга. Одно на песчаном высоком обрыве реки, два других в низкой кочкарной мохово-ерниковой тундре. 29/VII в первом гнезде два больших, наполовину оперившихся птенца. Вес птенцов 1002 и 895 г, возраст около трех недель. В других гнездах птенцы меньшие по размерам, в возрасте от 10 до 20 дней; в одном гнезде вес птенцов 720, 700 и 657 г, в другом — 760, 550 и 225 г. Меньший птенец одет еще не полным пухом второго наряда с едва пробивающимися пеньками маховых перьев.

3) Шесть гнезд на площади в 9 км^2; расстояние между ближайшими гнездами 1—2 км. Три гнезда на высоких холмах или береговых склонах озер, четвертое внутри озерной котловины, окаймленной высокими берегами, и, наконец, два последних гнезда на пологих склонах мохово-ерниковой тундры. В гнездах на высоких обрывах вылет птенцов происходил 12—13/VIII; в гнездах среди пологих склонов мохово-ерниковой тундры 15—16/VIII птенцы еще оставались.

Видимо, весной при распределении канюков на гнездовье происходит борьба за обладание лучшими гнездовыми участками, и некоторые пары, вынужденные гнездиться в менее удобных местах, запаздывают в сроках размножения на 5—7 дней. Конечно, конкуренция из-за удобных гнездовых участков происходит только в годы, когда канюки заселяют тундру с максимальной плотностью.

Охрана гнездового участка. При максимальном заселении тундры в годы обилия корма территория охоты у отдельных пар канюков очень невелика. Обычно канюки добывают себе пищу не далее 2—3 км от гнезда, а потому самое гнездо все время находится под наблюдением обоих родителей. Во время посещения гнезд мы всегда отмечали пару взрослых канюков, которые начинали волноваться при приближении к гнезду на 200—300 м. Это расстояние можно считать радиусом гнездового участка. Однако самка все же больше привязана к гнезду, чем самец. У нас есть интересные наблюдения за гнездом, где самец, видимо, погиб и осталась одна самка. При всех посещениях гнезда мы ни разу не видели самца; у гнезда был всегда один канюк. Гнездо было найдено в период вылупления птенцов. 12/VII в гнезде было четыре только что вылупившихся птенца, но один из них был мертвый. Птенцы были очень голодны; самка, видимо, совсем не кормила их. 13/VII птенцы едва шевелились, лежали с закрытыми глазами. Активнее других был самый старший, который открывал рот и просил есть. 14/VII два младших птенца

пали, в гнезде остался один старший, у которого в зобу было незначительное количество пищи, и он был очень голоден.

Самка проводила все время у гнезда и мало заботилась о кормлении птенцов. Однако одного птенца она все же выкормила. При осмотре гнезда через две недели птенец был жив, хотя попрежнему был голоден и худ. У гнезда никогда не было остатков корма; за 10 дней наблюдений один раз был найден недоеденный лемминг, а в другой раз — молодой лапландский подорожник. Самка питалась сама и кормила птенцов только тем, что случайно попадалось ей вблизи гнезда. Инстинкт охраны и защиты гнезда с птенцами у самки был настолько силен, что подавлял все действия, связанные с ловлей добычи и кормлением птенцов.

Взвешивание птенцов в этом гнезде дало результаты, приведенные в табл. 16.

Таблица 16

Дата	Вес птенцов, г				Примечание
	1-го	2-го	3-го	4-го	
12/VII	54	45	35 (мертвый)	41	День вылупления последнего птенца
13/VII	76	41	—	38	
14/VII	103	37 (мертвый)	—	38 (мертвый)	
30/VII	815	—	—	—	
5/VIII	920	—	—	—	

Интересно отметить, что маленькие птенцы, которых самка совсем не кормила, жили всего два дня, так же как и птенцы такого же возраста, взятые из гнезда и искусственно оставленные без пищи (см. ниже).

Сроки и интенсивность размножения канюка (гибель яиц и птенцов). Канюк прилетает в тундру в начале мая, но к гнездованию приступает только в последних числах этого месяца. 30/V было найдено первое яйцо, к 10/VI все гнезда канюков имели полные кладки. Вылупление птенцов в различных гнездах проходило с 9 по 16/VII; вылет — с 13 по 20/VIII. Следовательно, сроки начала и окончания размножения колебались в пределах семи дней. Подсчет яиц в полных кладках дает представление о потенциальной возможности размножения канюков:

Общее число гнезд	29	100%
Гнезд с кладкой в 3 яйца	4	14
То же, 4 яйца	20	69
» » 5 яиц	5	17

Число яиц колебалось от трех до пяти, и наибольшее число гнезд (69%) было с кладкой в четыре яйца.

Фактическая интенсивность размножения значительно меньше. В течение гнездового периода за счет гибели яиц и смертности птенцов происходит уменьшение приплода.

Гибель яиц. Гибель яиц бывает или частичная, или они погибают целыми кладками. О частичной гибели дает представление учет яиц, оставшихся после вылупления птенцов. Из 28 гнезд в пяти гнездах

мы находили погибшие яйца, т. е. отход яиц отмечался в 18% гнезд. В четырех гнездах было по одному яйцу без всяких признаков насиживания; это были или болтуны, или свежие, но захолодавшие яйца. В пятом гнезде в одном яйце был мертвый эмбрион, погибший дня за три до вылупления.

Гибель целых кладок возможна или от действия неблагоприятных климатических условий, когда какие-нибудь причины нарушают нормальное высиживание яиц, или от разорения гнезд другими хищниками. Гибель целых кладок отмечена нами в трех случаях. Одно гнездо с полной свежей кладкой потревоженные канюки бросили; в другом случае насиживанию яиц помешало выпасавшееся рядом стадо оленей, и кладка во второй половине насиживания целиком погибла; наконец третье гнездо было разорено кем-то из пернатых хищников.[15] Из 29 гнезд канюка три погибшие кладки составляют 10%. Если подсчитать все погибшие яйца, то по отношению к общему числу отложенных яиц они составят 15% (из 117 отложенных яиц погибло 18).

Смертность птенцов. Смертность птенцов также может быть двух родов: 1) частичная, когда из всего выводка гибнут отдельные, наиболее слабые птенцы, и 2) общая, когда птенцы гибнут целым выводком (например, вследствие разорения гнезд хищниками).

О частичной смертности птенцов мы можем судить по числу их в гнездах в конце периода выкармливания. Ниже приведены подсчеты птенцов с 10-дневного возраста до вылета (с 19/VII по 6/VIII). При этом гнезда, где наблюдалась гибель яиц, не учитывались, и, следовательно, уменьшение числа птенцов по сравнению с числом отложенных яиц отражает смертность среди птенцов в течение первых 10 дней.

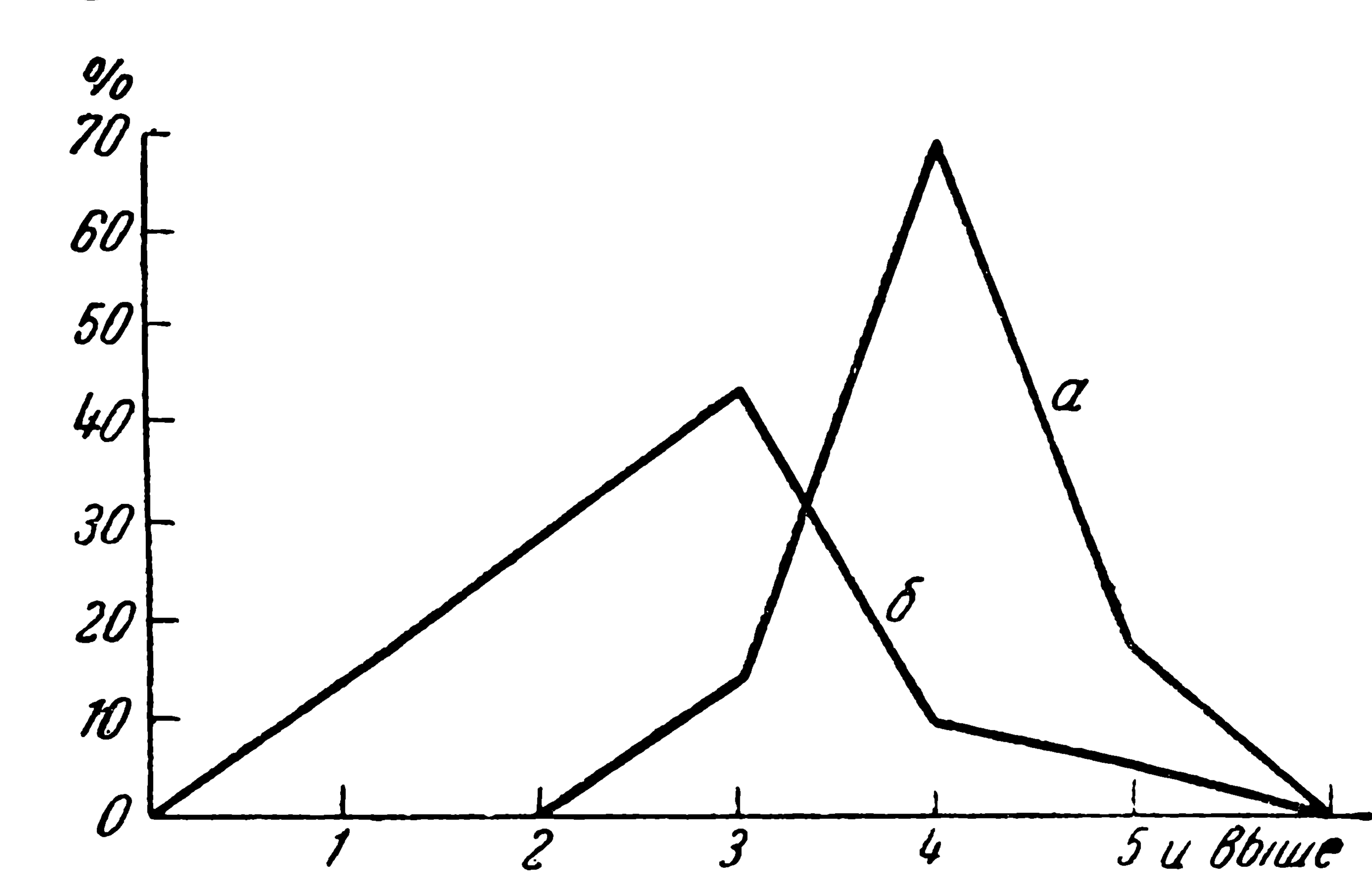
Общее число гнезд	21	100%
Число гнезд с 1 птенцом	3	14.3
То же с 2 птенцами	6	28.6
» » » 3 »	9	43.0
» » » 4 »	2	9.5
» » » 5 »	—	—
» » » 6 »	1	5.1
Общее число птенцов	56	—

Из этих данных видно, что число птенцов в гнездах изменяется от одного до шести, т. е. колебание в числе птенцов значительно больше, чем в числе яиц: среднее число птенцов 2.7, тогда как среднее число яиц в кладке равнялось четырем. Следовательно, если бы не было смертности птенцов, в 21 известном гнезде должно было быть 84 птенца, тогда как фактически их было всего 56, т. е. смертность птенцов (28 из 84) составляет 33%.

Колебания числа яиц и птенцов в гнездах канюка представлены в виде вариационных кривых на фиг. 10. Кривая *a*, отражающая изменчивость в числе яиц, имеет правильную форму, более сжата с боков и размах ее невелик. Вариационная кривая числа птенцов *b* более растянута, что свидетельствует о большем размахе изменчивости. Вершина первой кривой (число яиц) приходится на гнезда с четырьмя яйцами, и модус ее равен 20. Вершина второй кривой (число птенцов) смещена влево, и модус ее значительно меньше (9). Кроме того, вторая кривая несколько асимметрична — она более растянута в сторону меньшего числа птенцов. Если бы

[15] Из пяти яиц два исчезли, а на одном из оставшихся были трещины от удара клювом.

в гнездах не было смертности птенцов, то эти две кривые должны были бы полностью совпадать и вариационная кривая яиц не должна была бы отличаться от вариационной кривой числа птенцов. Смещение второй кривой характеризует величину смертности птенцов. Площадь совпадения обеих кривых графически отражает число гнезд, где уменьшения числа птенцов не происходило.



Фиг. 10. Вариационные кривые
а — число гнезд с яйцами; *б* — число гнезд с птенцами

Гибель отдельных птенцов стоит в прямой зависимости от разновременного вылупления и большой разницы в размерах. У канюка, так же как и у всех хищных птиц, насиживание начинается с откладки первого яйца, и взятые из одного гнезда яйца всегда оказывались на разной стадии насиживания (табл. 17).

Таблица 17

Дата	№ гнезда	Вес эмбрионов яйца, г				
		1-го	2-го	3-го	4-го	5-го
22/VI	7	2.1	1.9	1.75	1.0	—
4/VII	16	21.0	17.5	12	—	—
8/VII	18	34.5 (яйцо наклюнуто)	33	24.7	19.5	13.5

Разница между эмбрионами определяется растянутостью сроков откладки яиц, соответственно с чем растягивается также время вылупления птенцов. Разновременное вылупление определяет разницу в возрасте между птенцами, а следовательно и разницу в размерах. При быстром росте старших птенцов, в первые дни после вылупления младшего разница между ними увеличивается. Различия между птенцами и рост их в течение первой недели видны из таблиц 18 и 19. Кривые веса птенцов изображены на фиг. 11.

Таблица 18

Вылупление и рост птенцов канюка в гнезде № 19

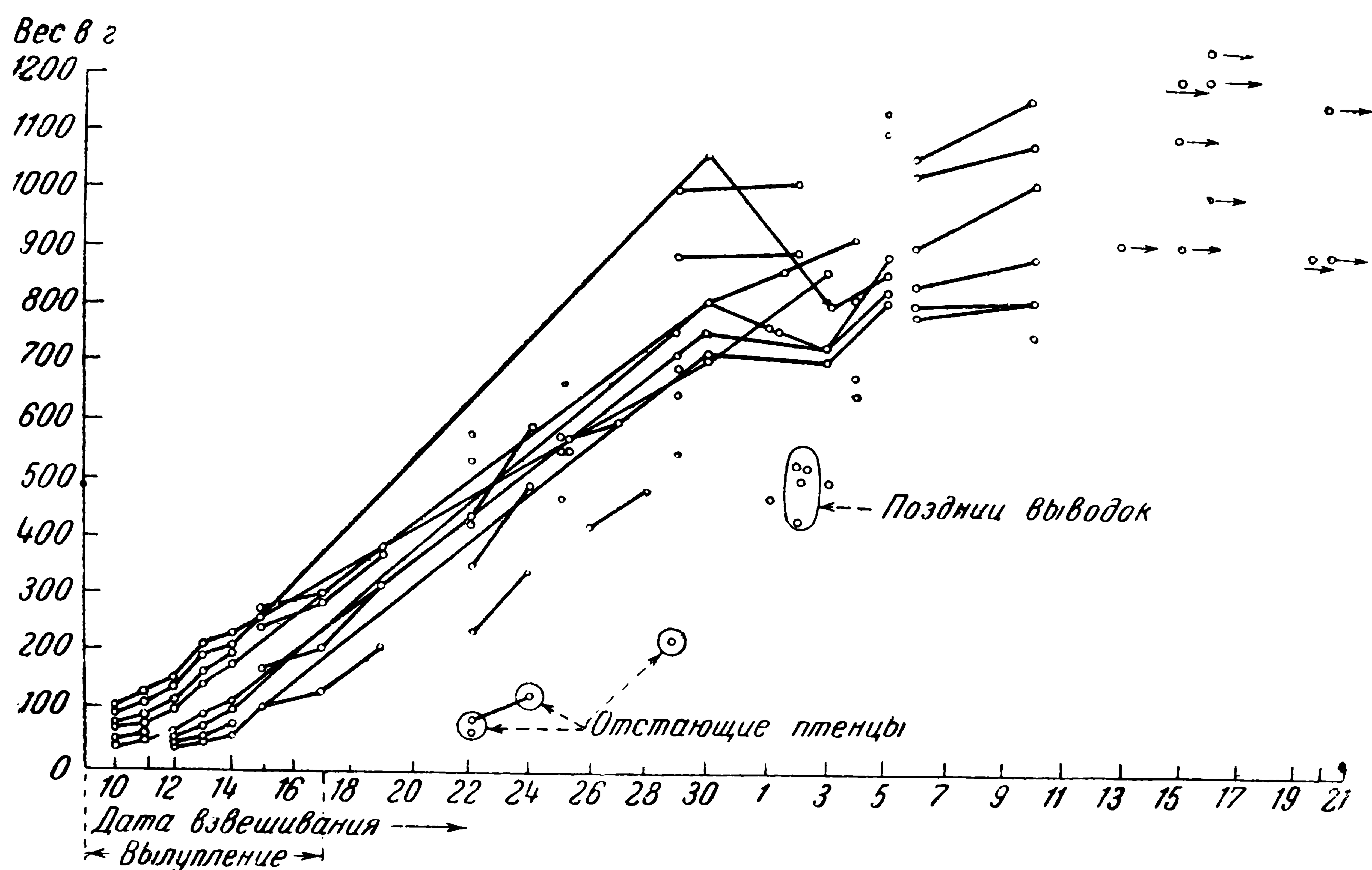
Дата (июль)	Вес птенцов, г (в скобках указан возраст в днях)				Наибольшая разница в возрасте, дни	Наибольшая разница в весе, г
	1-го	2-го	3-го	4-го		
10	105 (5)	77 (3)	50 (2)	Яйцо	—	—
11	130 (6)	90 (4)	64 (3)	»	—	—
12	153 (7)	115 (5)	—	43 (1)	6	110
13	214 (8)	164 (6)	—	57 (2)	6	157
14	228 (9)	197 (7)	—	72 (3)	6	156

Таблица 19

Вылупление и рост птенцов канюка в гнезде № 20

Дата (июль)	Вес птенцов, г (в скобках указан возраст в днях)				Наибольшая разница в возрасте, дни	Наибольшая разница в весе, г
	1-го	2-го	3-го	4-го		
10	95 (4)	70 (3)	45 (1)	Яйцо	—	—
11	113.5 (5)	78.5 (4)	53 (2)	—	—	—
12	147 (6)	103 (5)	63 (3)	42 (1)	5	105
13	191 (7)	151 (6)	94 (4)	55 (2)	5	136
14	207 (8)	180 (7)	118 (5)	60 (3)	5	147

Сокращение числа птенцов в гнездах обычно происходит за счет гибели самого слабого маленького птенца. При большой разнице в размерах маленький птенец может погибнуть от различных причин: в



Фиг. 11. Кривые веса птенцов канюка

раннем возрасте его могут задавить старшие птенцы, он менее вынослив по отношению к неблагоприятным условиям погоды, и, наконец, при недостаточном количестве корма он в первую очередь страдает от голода.

В отличие от сапсана, канюки не кормят птенцов сразу, как только поймают добычу, а оставляют принесенных грызунов у гнезда и улетают на охоту. Если птенцы в гнезде маленькие, беспомощные и добыча долго остается нетронутой, то канюки, в конце концов, кормят их, но как только подросшие птенцы начинают сами рвать добычу, родители предоставляют им самостоятельно делить принесенную пищу. Такой способ выкармливания птенцов рассчитан на большое количество легко доступной добычи. В годы, богатые грызунами, канюки таскают их в гнезда совершенно неза-

висимо от потребностей птенцов, и тушки леммингов в большом количестве скопляются у гнезд. В этих случаях возможность гибели маленьких птенцов от недостатка пищи исключается, но недостаток ее в первую очередь отзывается на младших. Они регулярно получают меньшую и худшую долю; зобы у них обычно бывают меньше набиты, чем у больших; постепенно они начинают отставать в развитии и в конце концов гибнут. Гибель наиболее слабых птенцов от систематического недоедания — хорошо известный факт, установленный для всех видов хищных птиц, питающихся легко доступной, но не постоянной в своем количестве добычей (Зверев, 1930; Жарков и Теплов, 1932; Осмоловская, 1939 и др.).

В 1942 г. в гнездах канюков мы не отмечали большого количества пищи. Как максимум, у гнезда одновременно лежало 2—3 лемминга. В некоторых гнездах маленькие птенцы, несомненно, испытывали недостаток в пище и сильно отставали в развитии и росте от старших. В табл. 20 приведены примеры наибольшей разницы в размерах птенцов.

Таблица 20

Разница в весе птенцов канюка

№ гнезда	Дата (июль)	Птенцы					Разница в весе, г
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	
24	22	350	240	95	—	—	255
24	24	490	340	132	—	—	308
25	22	579	535	427	325	70	509
31	29	760	550	225	—	—	535

В гнезде № 25 у старшего птенца кроме маховых и рулевых появились плечевые перья, тогда как у младшего едва пробивались пеньки второго пухового наряда. Маленький птенец, не способный рвать добычу, был явно голоден и все время просил есть, широко открывая рот. В гнезде № 31 старший птенец в значительной степени был уже покрыт перьями, а у маленького еще не полностью развился второй пуховой наряд. Очевидно, в этих гнездах маленькие птенцы были обречены на гибель. Один раз был отмечен каннибализм среди птенцов — в погадках из гнезда с двумя птенцами был найден коготь съеденного ими третьего птенца. В других гнездах прогрессивного отставания в развитии маленьких птенцов и их гибели мы не отмечали. В гнезде № 20, при значительной разнице первоначальных размеров птенцов (см. табл. 19), канюки благополучно выкормили всех четырех птенцов, а в одном гнезде перед вылетом было шесть птенцов. В значительной мере число выкормленных птенцов зависит от кормности охотничьего участка. Из материалов по питанию канюков в разных гнездах видно, что отдельные охотничьи участки могут сильно различаться по своим кормовым запасам. В гнезде № 19, среди сухих лишайниковых склонов и песчаных обрывов, основу питания канюков составлял копытный лемминг, тогда как в гнезде № 20, при гнездовании в более разнообразных условиях, канюки ловили все виды грызунов, но также питались и птицами (см. ниже о питании канюка). В конце периода выкармливания в гнезде № 19 за пять дней было найдено только пять экземпляров леммингов, тогда как у гнезда № 20 в это же время и при

том же количестве посещений был 21 экземпляр грызунов. При этом надо отметить, что в гнезде № 19 был только один птенец, тогда как в гнезде № 20 их было четыре, т. е. во втором гнезде потребности в корме было в четыре раза больше, чем в первом. Несмотря на это, около него оставалось в четыре раза больше несъеденных грызунов.

Из этого можно заключить, что смертность птенцов зависит от обеспеченности кормом данного охотничьего участка. Большие колебания в числе птенцов перед вылетом объясняются главным образом различиями в кормности охотничьих участков.[16]

Отход и гибель младших птенцов обычно происходят в первые 10—14 дней их жизни. В этом возрасте они в меньшей степени способны сопротивляться неблагоприятным условиям. У канючонка весом в 64 г при температуре воздуха в 10.5° и сильном ветре за 40 мин. температура тела упала до 18, причем он почти совершенно потерял спсобность к движению. Совершенно очевидно, что в этом возрасте птенцы целиком зависят от обогревания их самкой. Гибель от недостатка пищи происходит в момент, когда оперяющиеся старшие птенцы переходят на самостоятельное питание, причем потребность в пище у них в это время сильно возрастает. Младший пуховой птенец, не способный сам рвать добычу, в этот момент испытывает наиболее острый недостаток пищи. С возрастом у птенцов появляется способность переносить более длительное голодание. Это видно из табл. 21, где приведены данные по изменению в весе и гибели птенцов, взятых в разном возрасте из гнезд и оставленных без пищи (во всех случаях взятые из гнезда птенцы содержались в помещении при температуре не ниже 10°, что соответствовало температурным условиям гнезда).

Таблица 21

Способность переносить голодание у птенцов канюка разного возраста (вес в г)

Вес	Возраст птенца, дни				
	5	14	17	21	35
Первоначальный вес	98	385	580	—	900
Сутки без пищи:					
1-е	91	350	500	845	—
2-е	87	327	—	755	—
3-е	Смерть	300	—	—	—
4-е	—	Смерть	420	605	755
5-е	—	—	Смерть	Смерть	600
7-е	—	—	—	—	570
11-е	—	—	—	—	530* Смерть

При более низкой температуре гибель голодающих птенцов наступала быстрее, но при этом падение в весе не было столь сильным. Два птенца в возрасте приблизительно 8 и 13 дней, весом в 217 и 378 г, были

[16] В 1939 г. в долине р. Щучьей, по материалам Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), в двух гнездах канюков число птенцов сократилось с 4 до 2—3 к концу выкармливания. Общие условия года были значительно хуже, чем в 1942 г.

* Последние четыре дня немного подкармливали.

посажены в земляную яму с температурой воздуха 4 и 5°. Через четыре часа температура тела птенцов спустилась до 13 и 23°. Взятые в чум птенцы не отогрелись. Меньший вскоре пал (вес 205 г), большой жил еще несколько часов (вес 360 г). Следовательно, при низких температурах птенцы жили без пищи меньше суток, но при сильном падении температуры тела и общем замедлении интенсивности обмена уменьшение в весе было незначительным.

Интересны наблюдения над голодающим птенцом, взятым в период вылета, когда в естественной обстановке ему приходится длительное время оставаться без пищи. Первые четыре дня птенец сидел совершенно спокойно, занимался чисткой оперения и, видимо, совсем не страдал от отсутствия пищи. На 5 и 6-й дни он стал путешествовать по комнате в поисках корма, растрепал все сделанные тушки зверей и птиц и совершенно не давал заниматься препаровкой. На 7-й день он сидел нахохлившись с закрытыми глазами и мало двигался; на принесенное мясо накинулся с жадностью, но съел всего 85 г. В последующие дни его понемногу подкармливали, но на 11-е сутки он все-таки пал. Таким образом, в период вылета птенцы способны переносить голодовку в течение недели, а голодание в течение 3—4 дней для них вполне допустимо. Гибели птенцов в период вылета, т. е. когда они длительное время могут оставаться без пищи, мы не отмечали ни разу, хотя обычно вылетевшие птенцы всегда были с пустым желудком.

Частичное уменьшение числа птенцов в выводках происходит не только за счет естественной гибели младших птенцов, но и в результате деятельности хищников, которые могут таскать отдельных птенцов. По всей вероятности, именно этим объясняются случаи, когда в гнездах канюков оставались всего один или два птенца. Гибель от хищников целых выводков отмечена в двух случаях. В одном случае из пяти птенцов исчез самый маленький, остальные лежали в гнезде и возле него мертвые. Возможно, птенцов задавили собаки ненцев, чумы которых стояли недалеко. В другой раз единственный, уже оперившийся птенец весом в 850 г был найден в гнезде мертвым. При снятии шкурки у него на спине оказались четыре кровоподтека от когтей хищника, расположенные правильным прямоугольником. Видимо, они принадлежали белой сове, которая гнездилась в 6 км.

Вместе с гнездом, разоренным во время насиживания, хищники уничтожили три гнезда, что на 59 известных гнезд составляет 5%.

Рост и развитие птенцов. По характеру работы мы не имели возможности полностью проследить рост птенцов одного выводка, но сопоставление многочисленных отдельных наблюдений позволило выяснить общую картину развития. Птенцы вылупляются, покрытые редким, белым первым пуховым нарядом. На 3—4-й день начинают пробиваться пеньки второго пухового наряда. На 7-й день пеньки этого наряда покрывают все тело, кроме головы. В 10-дневном возрасте птенцы покрыты плотным и густым сероватым пухом второго наряда. В это время начинают пробиваться пеньки маховых на крыльях. В возрасте 12—14 дней разворачиваются опахала маховых и плечевых перьев, появляются пеньки рулевых. На 15—16-й день появляются перья надхвостья и подмышечные. В возрасте $2^1/_2$ недель над поверхностью пуха торчат плечевые, кроющие, перья надхвостья. Голова, спина и нижняя часть тела в пуху. В трехнедельном возрасте плечевые перья вырастают настолько, что сверху птенец кажется целиком покрытым перьями; под перьевой поверхностью — пух. С нижней стороны появляются перья на вентральных птерилиях и

птерилиях шеи. Голова в пеньках, над пухом торчат кроющие уха.[17] В возрасте четырех недель среди кроющих крыла и на спине остаются отдельные пушинки. В пуху только голова, на которой торчат отдельные перья. Снизу грудь в основном покрыта перьями (торчат отдельные пушинки). В пуху только ноги, но и здесь пробиваются пеньки перьев. В пять недель птенцы в гладком пере без остатков пухового наряда.

Рост птенцов представлен на фиг. 11. Линии отражают рост птенцов в гнездах, где нам удалось провести более или менее регулярные наблюдения. Отдельные взвешивания птенцов изображены точками. Как видно из схемы, быстрый рост птенцов продолжается до трехнедельного возраста. В последние две недели пребывания в гнезде в период полного формирования перьевого наряда птенцы почти не растут. Отклонения от общей схемы роста птенцов очень незначительны. С одной стороны, от основной массы птенцов могут отставать в росте отдельные запоздавшие выводки, с другой — в некоторых выводках отстают в развитии более поздно вылупившиеся птенцы. На схеме отмечен только один запоздалый выводок; во всех других гнездах развитие птенцов шло в одни и те же сроки.

Отставание в развитии младшего птенца отмечалось в трех случаях, также изображенных на схеме. По всей вероятности, эти птенцы обречены на гибель. При нормальном развитии всего выводка первоначальная разница в размерах сглаживается и перекрывается различиями в размерах особей разного пола. Половой диморфизм у канюка выражен не так резко, как у сапсанов, но перед вылетом птенцы все же делятся на две группы: 1) весом от 900 до 1000 г — самцы и 2) от 1100 до 1200 г — самки.

Питание. Материал по питанию мохноногого канюка был собран летом 1942 г. в высокой водораздельной тундре между оз. Ярро-то и долиной р. Юрибея. Остатки корма и погадки в числе 1071 данных собраны были у 65 гнезд канюков.

1942 год был годом подъема численности мышевидных грызунов, в связи с этим виды подсем. Microtinae занимали 97.1% в пище зимняков. Основу питания составляют лемминги (*Dicrostonyx torquatus* и *Lemmus obensis*), на которых падает 83.5% встреч. Остальные представители Microtinae встречаются очень редко. Совершенно случайный характер носят отдельные встречи зайца, горностая, ласки.

Птицы, численность которых в водораздельной тундре не велика, не имеют почти никакого значения в питании канюка. На встречи птиц падает всего 4.1%, а на главный вид — белую куропатку — только 2.2%. Наши данные интересно сравнить с материалами Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941). В табл. 22 параллельно приведены данные о питании канюка в водораздельной тундре за 1942 г. и в долине р. Щучьей за 1939 г.

Основное различие в питании, сводящееся к меньшей частоте встреч в 1939 г. мышевидных грызунов и к большему числу птиц, объясняется условиями года. 1939 год был годом средней численности леммингов, и их недостаток канюки восполняли ловлей птиц. Последнее стоит в непосредственной связи с обилием и разнообразием птиц в пойме реки. С другой стороны, для р. Щучьей характерен более разнообразный видовой состав мышевидных грызунов за счет мелких полевок и водяной крысы, которые в некоторые годы достигают высокой численности. В водораздельной

---

[17] Развитие перьев на голове канюка отличается от развития оперения головы у сапсана. У сапсана в первую очередь появляются перья вокруг клюва и уздечка, а кроющие уха совсем не выделяются.

Таблица 22

Питание канюка-зимняка в гнездовой период

Видовой состав пищи	Водораздельная тундра, севернее озера Ярро-то, 1942 г. (1071 данное)		Долина р. Щучьей, 1939 г. (176 данных)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Mammalia. Млекопитающие	1 043	97.4	152	86.4
Microtinae. Полевки	1 040	97.1	151	85.8
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	473	44.1	69	39.2
Lemmus obensis. Обский лемминг	426	39.8	13	7.4
Microtus middendorffi. Полевка Миддендорфа	86	8.0	6	3.4
Stenocranius gregalis major. Большая узкочерепная полевка	79	7.4	2	1.1
Arvicola terrestris. Водяная крыса	—	—	16	9.1
Microtus. Серые полевки (бл. неопр.)	75	7.0	14	8.0
Microtinae. Полевки (бл. неопр.)	—	—	29	16.5
Lepus timidus. Заяц-беляк	1	0.1	—	—
Mustela erminea. Горностай	1	0.1	1	0.6
Mustela nivalis. Ласка	1	0.1	—	—
Aves. Птицы	44	4.1	48	27.3
Lagopus lagopus. Белая куропатка	24	2.2	9	5.1
Anser. Гусь (бл. неопр.)	2	0.2	—	—
Philomachus pugnax. Турухтан	2	0.2	—	—
Calidris temminckii. Белохвостый песочник	1	0.1	—	—
Limicolae. Кулики (бл. неопр.)	2	0.2	—	—
Calcarius lapponicus. Лапландский подорожник	7	0.6	—	—
Passeriformes. Воробьиные (бл. неопр.)	—	—	4	2.2
Buteo lagopus (juv.). Канюк-зимняк	1	0.1	—	—
Aves. Птицы (бл. неопр.)	5	0.5	35	19.9
Insecta. Насекомые	4	0.4	—	—

тундре у оз. Тар-то (20 км к северу от оз. Ярро-то) мы только один раз нашли в погадке канюка череп водяной крысы.

Анализ видового состава отлавливаемых канюком птиц выявил одну интересную особенность. Несмотря на то, что среди летней орнитофауны тундры первое место по числу и разнообразию видов принадлежит группе куликов, последние в пище канюка встречаются только в единичных случаях. Казалось бы, что летом ловля пуховых маленьких птенцов ничем не отличается от ловли полевок или леммингов, а жизнь выводками, присутствие которых можно легко установить по поведению родителей, должна бы еще больше облегчить охоту. В действительности, несмотря на обширность собранного материала, мы только один раз нашли в гнезде канюка пухового птенца *Calidris temminckii*. Объяснение этого — в особенностях биологии самих куликов. При первых признаках тревоги птенцы куликов разбегаются в разные стороны и так затаиваются, прижимаясь к земле, что найти их можно только случайно. При этом пестрая окраска, с характерным для всех куличат расплывчатым рисунком черных пятен на общем желтоватом фоне, в совершенстве сливается с тонами окружающей тундры и делает птенцов похожими на комочки мха или лишайника. Длинные спинные пушинки с белыми кончиками, характерные для птенцов куликов, создают поверхностный «ореол», стуше-

вывающий контуры затаившегося куличонка. Криптическая окраска и поведение пуховых птенцов куликов служат хорошим примером того, какой тонкости и совершенства могут достигать защитные приспособления. В этом случае окраска и поведение куличат настолько хорошо защищают их от пернатых хищников, что они почти совершенно не подвергаются нападению с их стороны. Но в то же время защитные приспособления находятся под постоянным контролем хищников, и это исключает возможность закрепления неблагоприятных для вида отклонений.

Различия в питании отдельных выводков канюков. Питание отдельных пар канюков может сильно варьировать в зависимости от характера их охотничьих участков. В качестве примера могут служить материалы по питанию канюков, собранные в трех различных гнездах (табл. 23).

Таблица 23

Питание различных выводков мохноногого канюка

Видовой состав пищ	Гнездо № 19 (47 данных)		Гнездо № 20 (83 данных)		Гнездо № 21 (35 данных)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Mammalia. Млекопитающие	47	100	77	92.8	35	100
Microtinae. Полевка	47	100	77	92.8	35	100
В том числе:						
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	29	61.7	31	37.3	4	11.4
Lemmus obensis. Обский лемминг	13	27.7	31	37.3	28	80.0
Microtus middendorffi. Полевка Миддендорфа	4	8.5	13	15.7	1	2.1
Stenocranius gregalis major. Большая узкочерепная полевка	2	4.3	4	4.8	3	8.6
Microtus. Полевки (бл. неопр.)	1	2.1	2	2.4	4	11.4
Aves. Птицы	—	—	6	7.2	—	—
Calcarius lapponicus. Лапландский подорожник	—	—	5	6.0	—	—
Calidris temminckii. Белохвостый песочник	—	—	1	1.2	—	—

Гнездо № 19 было расположено на самом водоразделе среди обнаженных песчаных уступов в верховьях ручья. Окружающая его сухая песчаная тундра была очень бедна наземными позвоночными. Безжизненные обнаженные пески на вершинах увалов переходили в сухие, слабо задерненные лишайниковые склоны. Понижения между увалами и луговое разнотравье по долине ручья занимали не больше 20% площади видимого вокруг пространства (радиус 2—3 км). Соответственно условиям окружающей среды, в питании канюков этого гнезда мы видим резкое преобладание копытного лемминга — единственного вида из грызунов, с достаточной плотностью заселяющего сухую лишайниковую тундру. Обский лемминг значительно уступает ему по числу встреч (27.7%); другие виды полевок были отмечены только в отдельных случаях. Для питания этой пары канюков характерно также полное отсутствие птиц, что связано с бедностью орнитофауны водораздельной тундры. В районе гнезда был отмечен только один выводок куропатки и пара гнездящихся золотистых ржанок, тогда как пони-

женные участки тундры отличались обилием различных видов куликов и других птиц. Совсем другую картину представляет питание канюков в гнезде № 20, расположенном всего в 1.5 км от гнезда № 19 на обрывистом берегу озера. Противоположный берег озера был занят низкой тундрой с пологими склонами увалов, где в понижениях преобладала моховоерниковая ассоциация. С другой стороны, в озеро впадала небольшая речушка, образующая в своем устье болотистую, заросшую осокой низину. Именно в эту сторону летали охотиться канюки из гнезда № 20, тогда как участки высокой водораздельной тундры, непосредственно примыкающие к этому гнезду, осваивались канюком из гнезда № 19. Это служит хорошим примером разобщенности охотничьих участков при гнездовании в непосредственной близости друг от друга. В соответствии с разнообразием условий охоты видовой состав пищи канюков из гнезда № 20 был значительно богаче. Во-первых, в погадках из этого гнезда оба вида леммингов встречались одинаково часто (37.3% встреч). В довольно большом количестве канюки ловили полевку Миддендорфа (15.6%), и только *Stenocranius gregalis major*, для которой окружающие места не были благоприятными, встречалась в единичных случаях. У гнезда № 20 мы находили довольно много птиц, главным образом молодых птенцов. Один раз был найден пуховой птенец *Calidris temminckii*; в остальных случаях это были подлетки лапландского подорожника. Усиленная охота на *Calcarius lapponicus* была очень кратковременной и ограничивалась периодом вылета. Массовый вылет их происходил 11—13/VII, и в эти дни в гнезде № 20 были найдены четыре птички, а в гнезде № 19 — ни одной. В низкой мохово-ерниковой тундре у гнезда № 20 на 1 км пути было отмечено 15 шт. *Calcarius lapponicus* (отмечались вспугнутые взлетевшие птицы), тогда как в тундре у гнезда № 19 на таком же расстоянии не было отмечено ни одного лапландского подорожника.

Возможность ловли птиц в районе гнезда № 20, конечно, была значительно больше. Здесь мы неоднократно отмечали различных куликов, крачек, нырков и уток, выводки гусей. Сравнительно незначительная доля птиц в пище канюков этого гнезда объясняется обилием грызунов в текущем году.

Совершенно другой характер носит питание канюков гнезда № 39. Эта пара гнездилась на очень пологом мохово-ерниковом склоне, и такого же типа тундра окружала его со всех сторон. Соответственно и пища канюков этого гнезда на 60% состояла из обского лемминга — единственного вида, в изобилии заселяющего однообразные пространства моховой тундры.

Из приведенного выше материала видно, что различия в питании отдельных пар канюков связаны с особенностями их охотничьих участков. Канюк не специализирован в ловле какого-нибудь одного вида и питается всегда наиболее обильной и доступной добычей. Возможность широкого выбора пищи связана с пластичностью способов охоты. Канюк, приспособленный к ловле добычи на поверхности земли, охотится самыми различными способами. Он или подолгу подкарауливает добычу, сидя на каком-нибудь возвышении, или отыскивает ее, медленно летая над тундрой, и иногда, высматривая жертву, останавливается в воздухе, трепыхая крыльями подобно пустельге. Высота охотничьего полета обычно не велика, приблизительно 8—10 м. Парение на большой высоте, свойственное *Buteo buteo*, для зимняка не характерно.

С е з о н н ы е и з м е н е н и я в п и т а н и и м о х н о н о г о к а н ю к а. Для характеристики сезонной изменчивости в питании ка-

нюка собранный материал обработан нами по месяцам. В июне материал был собран в 17 различных точках (гнездах и местах отдыха), в июле — в 22-х и в августе — в 26-ти. Большое число точек, где производился сбор материала, гарантирует от влияния индивидуальных отклонений в питании отдельных пар канюков и позволяет дать общую характеристику питания по сезонам (табл. 24).

Таблица 24

Питание мохноногого канюка в различные сезоны

Видовой состав пищи	Вторая половина мая — июнь (271 данное)		Июль (333 данных)		Август (467 данных)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Mammalia. Млекопитающие	254	93.7	326	97.9	463	99.1
Microtinae. Полевки	251	92.6	326	97.9	463	99.1
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	156	57.5	165	49.5	152	32.6
Lemmus obensis. Обский лемминг	57	21.0	109	32.8	260	55.6
Microtus middendorffi. Полевка Миддендорфа	20	7.4	34	10.2	32	6.8
Stenocranius gregalis major. Большая узкочерепная полевка	40	14.7	21	6.3	18	3.9
Microtus. Полевки (бл. неопр.)	9	3.7	17	5.1	49	10.5
Lepus timidus. Заяц-беляк	1	0.4	—	—	—	—
Mustela erminea. Горностай	1	0.4	—	—	—	—
Mustela nivalis. Ласка	1	0.4	—	—	—	—
Aves. Птицы	26	9.6	7	2.1	11	2.3
Lagopus lagopus. Белая куропатка	22	8.1	—	—	2	0.4
Anser. Гусь (бл. неопр.)	1	0.4	—	—	1	0.2
Philomachus pugnax. Турухтан	1	0.4	1	0.3	—	—
Calidris temminckii. Белохвостый песочник	—	—	1	0.3	—	—
Limicolae. Кулики (бл. неопр.)	—	—	—	—	2	0.4
Calcarius lapponicus. Лапландский подорожник	—	—	5	1.5	2	0.4
Buteo lagopus (juv.). Мохноногий канюк	—	—	—	—	1	0.2
Aves. Птицы (бл. неопр.)	2	0.7	—	—	3	0.6
Insecta. Насекомые	—	—	1	0.3	3	0.6

При обилии мышевидных грызунов сезонная смена видового состава пищи мохноногого канюка незначительна в течение всего гнездового периода. Однако даже при этом можно выявить некоторые детали, связанные с сезонными различиями в использовании кормов. Несмотря на незначительное число поедаемых птиц, характер видового состава их сильно меняется по сезонам. Наибольшую роль в питании канюка птицы играют в ранневесенний период, причем первое место принадлежит белой куропатке. К сожалению, мы не имели возможности выделить питание канюка отдельно за май, когда в течение трех недель после прилета, еще при хорошем снежном покрове, канюки не могут в достаточном количестве ловить грызунов и белая куропатка составляет основу их питания.

Из табл. 24, где приведены суммированные данные за май и июнь, видно, что весной лемминги не являются исключительной пищей канюка. По наблюдениям В. Н. Скалона (Scalon, 1938), в тундре Таймыра мохноногий канюк весной питается белой куропаткой и только летом, после таяния снега, переходит на питание леммингами. В летнее время (июль)

число птиц в питании канюка сильно снижается. Это объясняется скрытным образом жизни птиц в период размножения. В это время канюк ловит только мелких воробьиных во время их вылета из гнезд. В летнее время вся тяжесть пропитания канюков и их выводков ложится на грызунов. В августе, при достаточном наличии леммингов, значение птиц в процентном отношении не повышается, но видовой состав отлавливаемых птиц становится более разнообразным.

В соотношении различных видов грызунов интересно отметить постепенное уменьшение к осени численности копытной пеструшки и увеличение обской, которая в августе выходит на первое место. Последнее, видимо, связано с выеданием в пределах охотничьего участка наиболее доступных взрослых копытных леммингов. Из других видов грызунов канюк ловит большую узкочерепную полевку, но только в краткий ранневесенний период, когда до развития растительности при повышенной активности зверька он наиболее доступен.

Зимой канюк, покидающий тундру, переходит на питание различными видами полевок средней полосы. Места его зимовки изменяются в зависимости от насыщенности данных районов грызунами, и он задерживается там, где наталкивается на обилие грызунов. Это явление описано А. Н. Формозовым (1934), а резкие колебания численности зимующих канюков отмечались и другими авторами (Шнитников, 1913; Сомов, 1897).

При недостатке грызунов на местах зимовья канюк частично переходит на питание птицами. По данным Ф. Хартерта (Hartert, 1912—1921), в Германии канюк ловит куропаток, нападает на дичь, подстреленную охотниками, и даже вредит домашнему птицеводству, таская кур. По наблюдениям Н. А. Зарудного (1888), в окрестностях Оренбурга зимующие канюки охотились за голубями. По сведениям И. М. Залесского (1930) в Сибири канюк нападает даже на тетеревов.

Изменения численности канюка по годам. Связь канюка с мышевидными грызунами как основным объектом питания выражается в резких изменениях числа гнездящихся пар вслед за изменениями численности лемминга. Распределение и численность канюков в год, богатый мышевидными грызунами, по материалам 1942 г., были описаны выше. В 1941 г., при средней численности грызунов, в долине р. Щучьей и ее притока Хе-яхи мы видели только одну пару гнездящихся канюков. Последнее объясняется также тем, что в год в незначительной численностью леммингов почти полностью отсутствовала белая куропатка. В 1939 г. при такой же численности грызунов и обилии белой куропатки канюки гнездились в этих местах, но значительная смертность птенцов свидетельствовала о том, что только многочисленные грызуны обеспечивают нормальное существование *Buteo lagopus*. При полном отсутствии леммингов в 1938 г., за четыре месяца работы в тундре Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук не нашли ни одного гнезда и только один раз видели самого канюка.

Полярная сова (*Nyctea scandiaca L.)*

По данным Б. М. Житкова (1913), полярная сова редко встречается на гнездовье южнее 69° с. ш., и южная граница ее распространения проходит по р. Юрибею. По нашим материалам, в годы высокой численности мышевидных грызунов она гнездится значительно южнее. В 1937 г., при обилии леммингов, В. В. Кучерук отмечал гнездование полярной совы

на р. Щучьей, где в 1941 г. мы находили ее старые гнезда, но ни разу не видели гнездящихся особей. В 1942 г. мы находили ее гнезда в верховьях левых притоков Юрибея (Хуто-яхи и Хе-яхи). Всего было осмотрено 10 гнезд и гнездовых участков полярной совы. Во всех случаях они были приурочены к сильной холмистой местности, в истоках небольших речек и ручьев. Гнезда располагались на гребнях крутых склонов или на вершинах отдельных куполообразных сопок. Связь с местообитаниями такого рода была настолько постоянна, что громадные пространства тундры, несмотря на обилие грызунов, совершенно не заселялись полярной совой, тогда как при наличии подходящих условий гнезда встречались довольно близко друг к другу. Так, в верхнем течении р. Тора-Мю-яхи, у истоков впадающих в нее ручьев, на расстоянии 5—6 км было найдено два гнезда полярной совы, а в верховьях рр. Яро-гене-се и Хальмер-яхи (небольшие притоки Юрибея) два гнезда полярной совы располагались на расстоянии 2—2.5 км друг от друга (см. фиг. 8 — карта распределения гнезд). В более северных широтах, по наблюдениям Б. М. Житкова (1913), стации гнездования полярной совы значительно разнообразнее. Здесь она гнездится и на пологих склонах, и просто в ровной тундре. Такое же разнообразие в местах гнездования отмечает Мури (Bent, 1938), которым обследовано на Аляске 40 гнезд полярной совы. По всей вероятности, в северных районах, где численность сов может быть очень велика, конкуренция за лучшие гнездовые участки заставляет их гнездиться в разнообразных и мало свойственных им стациях, тогда как у южной границы своего распространения они занимают только излюбленные места и строго придерживаются их. Полярная сова откладывает яйца без всякой подстилки в небольшую гнездовую ямку. Число яиц в гнезде в 1942 г. колебалось от пяти до девяти; по данным литературы известны случаи откладки 10—11 и даже 14 яиц. Как и у других хищников, насиживание начинается с откладки первого яйца. Три яйца, взятых из гнезда 27/VI, содержали разных по размерам эмбрионов весом в 5.5, 8.7 и 14.5 г. По данным Плеске (Pleske, 1928), кладка 10 яиц растягивается на 14 дней и, соответственно этому, разница в возрасте птенцов достигает двух недель. В то время как старшие птенцы уже покрылись перьями, младшие были еще пуховые. Чем больше разница в размерах птенцов, тем больше возможность гибели младших от недостатка пищи, и только полное изобилие последней позволяет совам выкормить свое многочисленное потомство.

По материалам Мури (там же), птенцы полярной совы часто гибнут от непосредственного влияния климатических факторов. В период холодной дождливой погоды автор несколько раз находил мертвых окоченевших птенцов. При кладке в 7—8 яиц число птенцов в среднем сократилось до 4.5.

П и т а н и е п о л я р н о й с о в ы. Материалы по питанию полярной совы в числе 610 данных были собраны в 1942 г. на восьми гнездовых участках, где преобладали сухие лишайниковые ассоциации тундры. В этих местах основу питания полярной совы составляет копытный лемминг (64.6%). Обский лемминг встречается значительно реже (35.2%). Остальные виды млекопитающих и птиц отмечены только в отдельных случаях, что объясняется обилием грызунов летом 1942 г.

Материал по питанию полярной совы на Южном Ямале интересно сравнить с данными, собранными Л. М. Цецевинским летом 1933 г. на Северном Ямале (на 85° с. ш., в районе фактории Тамбей) и обработанными А. Н. Формозовым.

Наши материалы с Южного Ямала и материалы А. Н. Формозова приведены в табл. 25.

Таблица 25

Питание полярной совы в разных типах тундры

Видовой состав пищи	Южный Ямал, 30 км к северу от Ярро-то; 1942 г. (610 данных)		Северный Ямал, факт. Тамбей; 1933 г. (58 данных)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Mammalia. Млекопитающие	606	99.3	54	93.1
Microtinae. Полевки	605	99.2	53	91.4
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	394	64.6	27	46.5
Lemmus obensis. Обский лемминг	215	35.2	39	67.2
Microtus middendorffi. Полевка Миддендорфа	54	8.9	—	—
Stenocranius gregalis major. Большая узкочерепная полевка	49	8.0	4	6.9
Microtinae. Полевки (бл. неопр.)	31	5.1	2	3.4
Mustela erminea. Горностай	1	0.1	—	—
Rangifer tarandus. Северный олень	—	—	1	1.7
Aves. Птицы	27	4.4	6	10.3
Lagopus lagopus. Белая куропатка	12	2.0	—	—
Clangula hyemalis. Морянка	2	0.3	2	3.4
Anas. Утка (бл. неопр.)	5	0.8	1	1.7
Tringa minuta. Кулик-воробей	—	—	1	1.7
Limicolae. Кулики (бл. неопр.)	3	0.5	1	1.7
Calcarius lapponicus. Лапландский подорожник	1	0.1	—	—
Passeriformes. Воробьиные (бл. неопр.)	3	0.5	—	—
Stercorarius sp. Поморник (бл. неопр.)	—	—	1	1.7
Aves. Птицы (бл. неопр.)	1	0.1	—	—

Некоторые черты, отличающие питание совы на Южном и Северном Ямале, связаны исключительно с географическими особенностями распределения объектов питания. Так, например, на Северном Ямале в питании полярной совы не встречается *Microtus middendorffi*, а из птиц — *Lagopus lagopus*, приуроченные к более южным районам. В питании полярной совы на Северном Ямале характерно преобладание обского лемминга, тогда как на Южном Ямале первое место занимает копытный.

В желудках песца Северного Ямала обский лемминг по числу встреч также значительно превышает копытного (Перелешин, 1943; Кучерук, 1940), и, по всей вероятности, это связано с численным превосходством *Lemmus obensis* в районе рек Се-яхи и Тамбея. Этим мы хотим подчеркнуть, что пеструшки как основные кормовые виды грызунов могут легко замещать друг друга; при отсутствии или недостатке одного вида лемминга сова без труда переходит на питание другим.

Различия в питании отдельных выводков полярной совы. При анализе погадок, собранных у отдельных гнезд, мы всегда отмечали явное преобладание копытной пеструшки. Но все же различия в окружающих условиях находят свое отражение в питании разных пар полярной совы. Размер и характер этих уклонений видны из табл. 26, стр. 53.

Гнездо № 1 находилось в верховьях р. Тора-Мю-яхи (приток р. Хеяхи), где окружающая ее тундра довольно разнообразна. Наряду с кру-

Таблица 26

Питание полярной совы в различных гнездах

Видовой состав пищи	Гнездо № 1 (126 данных)		Гнездо № 2 (53 данных)		Гнездо № 3 (118 данных)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Mammalia. Млекопитающие	124	98.4	53	100	118	100
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	76	60.3	53	100	97	82.2
Lemmus obensis. Обский лемминг	48	38.1	21	39.6	42	35.6
Microtus middendorffi. Полевка Миддендорфа	13	10.3	5	0.9	2	1.7
Stenocranius gregalis major. Большая узкочерепная полевка	26	20.6	—	—	4	3.4
Microtus. Серые полевки (бл. неопр.)	18	14.3	7	1.3	1	0.9
Aves. Птицы	15	11.8	2	3.8	1	0.9
Lagopus lagopus. Белая куропатка	1	0.8	—	—	—	—
Clangula hyemalis (juv.). Морянка	2	1.6	—	—	—	—
Limicolae. Кулики (бл. неопр.)	1	0.8	—	—	1	0.9
Passeriformes. Воробьиные (бл. неопр.)	1	0.8	—	—	—	—
Aves. Птицы (бл. неопр.)	10	8.0	2	3.8	—	—

тыми склонами, занятыми лишайниковой тундрой, увалы с мягкими и пологими очертаниями были заняты мохово-ерниковыми ассоциациями, а в понижениях встречались заболоченные участки. Соответственно с этим здесь были подходящие условия для обоих видов леммингов и полевки Миддендорфа. Склоны небольшого ручейка, в долине которого гнездилась сова, были покрыты типичным луговым разнотравьем, и здесь встречались многочисленные норы *Stenocranius gregalis major*. При общем понижении характера тундры численность птиц здесь также была высокой. Выводки морянок, белых куропаток, различных куликов, а из воробьиных — лапландских подорожников встречались довольно часто. В соответствии с особенностями окружающей тундры, питание полярной совы в гнезде № 1 отличалось большим разнообразием. При преобладании леммингов большое значение в питании имели полевки, в частности *Stenocranius gregalis major*, частота встреч которой достигала 20.6%. Сравнительно значительный процент встреч падал на птиц. Из них встречались представители всех четырех основных групп (белая куропатка, водоплавающие, кулики, воробьиные).

Совсем другую картину представляла тундра, окружающая гнезда № 2 и 3 в верховьях рек Хальмер-яхи и Яро-гене-се (притоки Юрибея). Здесь совы гнездились в условиях самого типичного высокого водораздела, где основной фон составляли песчаные обнаженные обрывы по берегам ручьев, а склоны увалов и их вершины, за немногим исключением, были покрыты чахлой растительностью сухой лишайниковой тундры. *Dicrostonyx torquatus* — основной вид грызунов в этих местах — служит почти единственным источником питания (82—100% встреч). Частота встреч обского лемминга значительно ниже. Встречи большой узкочерепной полевки и полевки Миддендорфа носят случайный характер. Высокая водораздельная тундра отличается чрезвычайной бедностью орнитофауны и в соответствии с этим у гнезд совы почти совершенно не было остатков птиц.

В литературе также имеются указания на зависимость питания полярной совы от разнообразия фауны окружающей тундры. Мури отмечает, что в сухой холмистой тундре основу питания совы составляли мышевидные грызуны, тогда как в более пониженных частях рельефа, где охотничий участок включал низкие болотистые типы тундры, большое значение имели кулики. Дюфранс (цит. по Bent, 1938) описывает случай, когда совы в период выкармливания птенцов в значительной степени питались белой куропаткой (*Lagopus lagopus*).

Зависимость питания отдельных пар полярной совы от особенностей фауны окружающей тундры определяется незначительным «радиусом действия» совы во время гнездования. В это время сова не делает больших облетов и обычно охотится, подкарауливая добычу с какого-нибудь холма недалеко от гнезда. Подкарауливание добычи как основной способ охоты эффективно только при достаточном обилии пищи. Поэтому сова в первую очередь вылавливает наиболее обильные и доступные виды. Как правило, это — пеструшки и, в частности, *Dicrostonyx torquatus*. Большая концентрация на их незначительной территории обеспечивает успешное размножение полярной совы. Птицы могут только частично замещать грызунов. Последнее возможно, с одной стороны, при обилии и разнообразии орнитофауны в местах, окружающих гнездовой участок (наблюдения Мури), с другой — при обилии какого-нибудь доступного вида, например белой куропатки (наблюдения Дюфранса). Отдельные наблюдения свидетельствуют о консервативности путей во время охоты. В гнезде № 1 12/VII мной были найдены одновременно два экземпляра пуховых птенцов морянки из одного выводка, видимо, сова, однажды наткнувшись на выводок, систематически продолжала его уничтожать. Подобную консервативность в путях облета охотничьего участка мы отмечали также и у канюков. Обычно канюки летают на охоту в одну и ту же сторону, а в гнездах мы нередко находили маленьких леммингов, принадлежащих одному выводку; поймав одного, канюк летит за добычей к той же норе.

Сезонные изменения в питании полярной совы. Материал, отражающий сезонные изменения в питании совы за гнездовой период, был собран у трех гнезд в высокой водораздельной тундре. Однообразие условий и бедность фауны этого типа тундры определяют однообразие питания совы в течение всего лета.

Из табл. 27 видно, что в течение трех месяцев питание совы не имеет существенных изменений; всегда первое место занимает копытный лемминг, а остальные виды грызунов играют подчиненную роль. Только в ранневесенний период совы довольно много ловили доступных в это время узкочерепных полевок и полевок Миддендорфа.

Птицы в течение всех трех месяцев играют очень незначительную роль в питании совы, но характер их видового состава претерпевает некоторые изменения, связанные с сезонными явлениями их жизни. В весенний период все встречи птиц падают на белую куропатку, которая при большой активности самцов во время тока легко доступна. Летом частота встреч птиц в питании полярной совы наименьшая. В отличие от канюка сова почти не ловит мелких воробьиных даже в период их вылета, и мы только один раз отметили встречу *Calcarius lapponicus*. Осенью, при общем увеличении обилия и доступности птиц, видовой состав их становится более разнообразным. Общий характер сезонного изменения значения птиц в питании полярной совы такой же, как и в питании канюка.

Зимой, когда с выпадением снега резко сокращается доступность грызунов, совы питаются преимущественно различными замещающими

Таблица 27

Питание полярной совы по сезонам

Видовой состав пищи	Июнь (99 данных, 199 экз.)				Июль (224 данных, 324 экз.)				Август (287 данных, 513 экз.)			
	Встречи		Экземпляры		Встречи		Экземпляры		Встречи		Экземпляры	
	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%
Mammalia. Млекопитающие												
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	50	50.5	84	42.2	135	60.3	173	53.4	209	72.8	315	61.4
Lemmus obensis. Обский лемминг	33	33.3	61	30.6	98	39.3	100	30.9	94	32.8	115	22.4
Microtus middendorffi. Полевка Миддендорфа	18	18.2	28	14.1	17	7.6	17	5.2	19	6.5	21	4.1
Stenocranius gregalis major. Большая узкочерепная полевка	13	13.1	16	8.0	12	5.3	15	4.6	24	8.7	32	6.2
Microtus. Серые полевки (бл. неопр.)	3	3.0	3	1.6	10	4.4	10	3.1	18	6.2	18	3.5
Mustela erminea. Горностай	—	—	—	—	1	0.4	1	0.3	—	—	—	—
Aves. Птицы												
Lagopus lagopus. Белая куропатка	6	6.0	6	3.0	5	2.2	5	1.6	1	0.3	1	0.2
Clangula hyemalis. Морянка	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0.7	2	0.4
Aves. Птицы крупные (бл. неопр.)	—	—	—	—	1	0.4	1	0.3	4	1.4	4	0.8
Limicolae. Кулики (бл. неопр.)	—	—	—	—	2	0.9	2	0.6	1	0.3	1	0.2
Calcarius lapponicus. Лапландский подорожник	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.3	1	0.2
Passeriformes. Воробьиные (бл. неопр.)	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1.0	3	0.6
Aves. Птицы (бл. неопр.)	1	1.0	1	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—

кормами. В условиях материковой тундры основным замещающим кормом служит белая куропатка. При отсутствии леммингов, по наблюдению В. Н. Скалона (Scalon, 1938), сова легко переходит на питание *Lagopus lagopus*. На морском побережье сова охотно питается птицами, обитателями «базаров» (Бируля, 1907). Питание кайрами и чистиками на Новой Земле отмечал В. М. Антипин (1938). По данным Л. Шанинга (Schaanning, 1907), это явление носит сезонный характер; по его наблюдениям в 1902—1903 гг., на островах Новой Земли в конце зимы сова питалась кайрами и только с 25/V перешла на питание леммингами. В Инди-

гирском крае весной белая сова значительно вредит силковому промыслу на куропаток и зайцев (Михель, 1935).

При наличии легко доступной рыбы зимой сова может переходить на питание этой мало свойственной ей добычей. А. Бент (Bent, 1938) приводит наблюдения Одюбона и Ханцша, которые описывали ловлю рыбы полярной совой. Сова затаивается у полыньи или проруби и выхватывает рыбу, поднявшуюся на поверхность. По всей вероятности, ловля рыбы подобным способом возможна во время зимних заморов.

В период миграции, по наблюдениям А. Гросса (Gross, 1936, сова придерживается речных долин и морских побережий, где иногда подбирает мертвую рыбу и успешно охотится за чайками и различными видами уток. Зимой, при недостатке корма, она нередко подбирает отбросы у человеческого жилья и не брезгует падалью (Bent, 1938). В средней полосе Союза в желудках зимующих сов находили остатки куропаток и зайцев. Но все же зимой, при наличии многочисленных мышевидных грызунов, полярная сова предпочитает питаться ими; только на юге место северных пеструшек занимают иные виды полевок. По сообщению А. А. Слудского, в желудке полярной совы, добытой 14/XI 1929 г. около Новосибирска, было 13 экземпляров полевки Словцова (*Stenocranius gregalis slovzovi*).[18] Обычно совы охотятся у стогов и скирд, где полевки концентрируются в больших количествах. Из 440 погадок полярной совы, исследованных Гроссом (Gross, 1936) в период налетов этих птиц в Северной Америке, 412 содержали остатки различных видов мышевидных грызунов, что составляет 93.6%. По нашим наблюдениям на Ямале, весной 1942 г. при полном снежном покрове полярные совы все время придерживались озерной низины, где охотились на грызунов. Здесь можно было видеть до четырех белых сов в поле зрения; они подолгу сидели на снегу, подкарауливая полевок. При этом белоснежное оперение груди и пестро-серая спина делали их похожими на маленькие сугробы, наметенные ветром, с синеватой тенью на пологой стороне и яркобелым крутым обрезом (чередование синих теней и ярко освещенных сторон сугробов — одна из характерных черт весеннего ландшафта тундры). Свежие остатки полевки Миддендорфа свидетельствовали об успешной охоте.

Изменения численности полярной совы по годам. Статистические исследования по соотношению численности арктических животных в Канаде, проведенные Элтоном и рядом других авторов в течение ряда лет, показали, что годы с большим числом полярных сов полностью совпадают с периодом наиболее высокой численности леммингов (Elton, Chitty and oth., 1937—1942). В годы снижения численности леммингов, наблюдаемые обычно за годами максимального подъема, в южных районах Канады и северной части Соединенных Штатов отмечались регулярные налеты полярных сов, причем время наиболее интенсивной миграции падало на ноябрь, когда с установлением снежного покрова на севере затруднялась ловля грызунов. В работах по тундрам Евразии имеется также целый ряд, правда отрывочных, но вполне определенных указаний на зависимость числа белых сов от численности леммингов. По данным Л. Шанинга (Schaanning, 1907), на Новой Земле в 1902 г., при незначительной численности пеструшек, сова почти совершенно не встречалась, а в год обилия грызунов (1903) автором было найдено 30 гнезд. По наблюдениям В. М. Антипина (1938), на тех же островах белая сова

[18] Кроме того, в желудках сов находили остатки обыкновенного хомяка, джунгарского хомячка, белой куропатки, зайца, ласки и хорька.

была обыкновенна в 1936 г. и совершенно отсутствовала в 1937 г. (см. также Формозов, 1934).

Тесная зависимость белой совы от численности грызунов на Новой Земле тем более замечательна, что здесь при постоянно существующих птичьих базарах она имеет достаточное количество пищи. Видимо, обилие дополнительных кормов не может заменить основных видов пищи и обеспечить нормальное существование полярной совы в годы отсутствия грызунов.

Болотная сова (*Asio flammeus* Pontopp.)

Наш материал по биологии болотной совы очень невелик и ограничивается наблюдениями за одним гнездом, найденным в долине р. Щучьей. Гнездо представляло слегка примятую ямку на сфагновой кочке в крупнокочкарной мохово-сфагновой тундре с морошкой. В точно таких же местах отмечали гнездование болотной совы Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук. Б. М. Житков (1912) находил гнезда болотной совы на сухих местах в куртинах высоких злаков. В найденном нами гнезде 20/VII было пять яиц. Сидевшая на гнезде самка подпускала к себе на 1.5—2 м. Ее пестрая окраска так хорошо гармонировала с тоном окружающей тундры, что заметить птицу, не зная точно места гнезда, было невозможно. Самец не принимал участия в насиживании, но приносил самке пищу: у гнезда мы находили целые тушки грызунов. Первый птенец вылупился 22/VII, второй — 23/VII. Вес их при вылуплении был соответственно равен 14 и 13.7 г. 6/VIII в гнезде было пять птенцов, вес которых был: 205, 182, 179, 132 и 89 г. Разница в весе старшего и младшего птенца — 116 г. Старший сверху уже покрылся перьями, младший был пуховым. Дальнейших наблюдений провести не удалось. В гнезде сапсана, которое находилось в 3 км, мы нашли остатки взрослой болотной совы. Другая сова, оставшаяся без пары, хотя и появлялась в районе гнезда, но птенцов не кормила и весь выводок погиб. На третий день голодные старшие птенцы съели младшего, а потом разбрелись по тундре.

По литературным данным, число яиц в гнездах болотной совы колеблется от 4—5 до 10. В гнездах с большой кладкой птенцы сильно разнятся по размерам. Б. М. Житков (1912), описывая гнездо с девятью птенцами, отмечает, что ему никогда не приходилось видеть в одном гнезде столь различных птенцов: младший недавно проклюнулся, тогда как старшие уже частично были покрыты перьями. Большая разница в размерах птенцов увеличивает возможность гибели младших при недостатке корма, а, с другой стороны, благополучное выкармливание всего выводка обеспечивает быстрый подъем численности болотной совы в благоприятные годы.

Питание болотной совы. Материал по питанию болотной совы, собранный нами летом 1941 г., очень незначителен, но все же достаточен для характеристики особенностей питания этого вида в условиях тундры, на крайнем пределе его ареала.

При широком распространении болотной совы, охватывающем все ландшафтно-географические зоны, очень интересен вопрос о географической изменчивости ее питания. В этом отношении данные по питанию в тундре полезно сравнить с материалом из более южных районов (табл. 28, стр. 58).

В этой таблице дано сравнение летнего питания болотной совы Южного Ямала и Татарской АССР (материалы Жаркова и Теплова, 1932).

Таблица 28

Питание болотной совы в разных зонах обитания

Южный Ямал (34 данных)			Татарская АССР (39 данных)		
Видовой состав пищи	число встреч	% встреч	Видовой состав пищи	число встреч	% встреч
Mammalia	31	91.2	Mammalia	37	94.9
Microtinae	31	91.2	Microtinae	34	87.2
Dicrostonyx torquatus	10	29.4	*Microtus arvalis*	11	28.2
Lemmus obensis	10	29.4	*Microtus oeconomus*	2	5.1
Microtus middendorffi	8	23.5	*Microtus* sp.	12	30.8
Stenocranius gregalis major	1	2.9	*Clethrionomys glareolus*	12	30.8
Microtus (бл. неопр.)	8	23.5	*Arvicola terrestris*	2	5.1
Aves	4	11.8	Murinae (бл. неопр.)	6	15.4
Passeriformes (бл. неопр.)	2	5.9	*Apodemus agrarius*	5	12.8
Aves (бл. неопр.)	1	2.9	Murinae (бл. неопр.)	1	2.6
Скорлупа яиц	1	2.9	Insecta	2	5.1
			Coleoptera	2	5.1
			Geotrupes	1	2.6
			Hydrous piceus	1	2.6

И в том и в другом случае сова выступает как ярко выраженный миофаг: при всех условиях основу питания составляют Microtinae, но видовой состав поедаемых животных в разных зонах совершенно различен. В условиях тундры болотная сова питается в основном леммингами и полевкой Миддендорфа, тогда как на юге основной пищей ей служат полевки родов *Microtus* и *Clethrionomys*. В южных степях их сменяет пеструшка *Lagurus lagurus* (Зарудный, 1888). Другие виды пищи для болотной совы имеют дополнительное значение. На Севере дополнительной пищей служат птицы, на Юге к ним прибавляются рептилии и насекомые, главным образом крупные жуки (в материалах из Татарской АССР птицы не встречались, но, по наблюдениям Н. А. Зарудного, в степи сова успешно охотится за ними).

Тот же характер носит зимнее питание болотной совы. По материалам Е. Грешика (Greschik, 1910), собранным в Венгрии в зимне-весенние и осенние месяцы (гнездовой период исключен), пища болотной совы состояла из *Microtus arvalis*, 25% приходилось на различные виды мышей, 3% на другие виды млекопитающих (в основном землероек) и только 2% на птиц.

Таким образом, для болотной совы характерна однотипность питания при различных условиях; зональная изменчивость сводится к замене одних видов экологически близкими викарными формами. Лемминги в тундре, полевки родов *Microtus* и *Clethrionomys* в средней полосе, *Lagurus lagurus* в степи составляют основу ее питания. Характер охоты болотной совы всюду один и тот же. Болотная сова охотится, медленно облетая свой участок. В тундре мы неоднократно наблюдали болотную сову, летающую у берега реки, куда ее привлекало обилие полевки *Stenocranius gregalis major*. При малом объеме нашего материала значение этого вида не нашло отражения в таблице, но несомненно, что узкочерепная полевка играет большую роль в питании болотной совы, поскольку оба эти вида в тундре приурочены к долинам рек.

Чаще всего охоту болотной совы мы наблюдали в сумерках августовских ночей. Возможно, что в этом сказывается особенность ее суточного цикла. Болотная сова, несомненно, хорошо видит днем, но все же, как правило, она избегает яркого дневного света.

Поморники (*Stercorarius longicaudus* V. и *Stercorarius parasiticus* L.)

При изучении хищников тундры Южного Ямала нельзя не остановиться на особенностях питания двух видов поморников — длиннохвостого (*St. longicaudus* V.) и короткохвостого (*St. parasiticus* L.), занимающих здесь нишу хищников-миофагов. Характер их связи с грызунами был изучен Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучеруком (1941), которые установили, что в тундре поморники гнездятся только в годы, богатые леммингами. При общей эврифагии, в период выкармливания птенцов поморники питаются мышевидными грызунами, и только обилие последних обеспечивает успешное размножение этих чаек.

Во время охоты поморники высматривают добычу с воздуха. Они или медленно летают над тундрой, или, подобно канюку, делают в воздухе непродолжительные остановки, быстро взмахивая крыльями. Методы выслеживания жертвы у них такие же, как и у настоящих хищников, хватающих добычу с земли, но в отличие от последних на охотничьем полете они держатся значительно ниже — приблизительно на 3—5 м над землей. Способ ловли и захвата грызунов у поморников совершенно своеобразный. При ловле добычи они не могут пользоваться ногами, снабженными перепонками. Для захвата и умерщвления жертвы им служит только сильный, загнутый крючком клюв. В соответствии с этим возможности ловли тех или иных мелких позвоночных у поморников ограничены, и они ловят только наиболее массовые и легко доступные виды.

Питание длиннохвостого поморника. По материалам Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), для длиннохвостого поморника характерны резкие сезонные изменения питания, сводящиеся к питанию ягодами весной и осенью, а в летнее время грызунами. В годы депрессии численности мышевидных грызунов отдельные пары поморников в значительном количестве ловили мелких воробьиных птиц.

В 1941 г., в год наших работ на р. Щучьей, численность мышевидных грызунов была невелика и, в соответствии с этим, длиннохвостые поморники хотя и встречались в тундре, но почти не гнездились. За три месяца работы нами было отмечено восемь гнездящихся пар, тогда как в этих же местах в 1939 г. Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук находили 2—3 пары ежедневно. Незначительное количество погадок, собранных нами у гнезд поморников, содержало остатки грызунов,[19] в то время как негнездящиеся особи в течение всего лета продолжали питаться ягодами. Последнее видно из табл. 29, стр. 60, где приведены результаты анализа их погадок.

Из этой таблицы видно, что в течение июня и июля основу питания поморников составляли перезимовавшие ягоды урожая прошлого года, из которых первое место занимала водяника (*Empetrum nigrum*), второе — брусника (*Vaccinium vitis idaea*) и третье — толокнянка (*Arctous alpina*).

[19] Кормление птенцов поморника ягодами, описанное В. М. Модестовым (1939) для о. Харлова, на Ямале мы никогда не наблюдали.

Таблица 29

Питание негнездящихся особей длиннохвостого поморника

По материалам, собранным в долине р. Щучьей в 1941 г.
(год со средней численностью мышевидных грызунов)

Видовой состав пищи	Июнь (42 данных)		Июль (153 данных)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Mammalia. Млекопитающие				
Microtinae. Полевки	3	7.1	22	14.4
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	2	4.8	9	5.9
Microtus middendorffi. Полевка Миддендорфа	—	—	2	1.3
Microtus. Серые полевки (бл. неопр.)	1	2.4	4	2.6
Microtinae. Полевки (бл. неопр.)	—	—	7	4.6
Aves. Птицы	—	—	13	8.5
Calcarius lapponicus. Лапландский подорожник	—	—	1	0.7
Limicolae. Кулики (бл. неопр.)	—	—	1	0.7
Insecta. Насекомые	1	2.4	8	5.2
Ягоды	39	92.9	135	87.6
Empetrum nigrum. Водяника	21	50.0	86	56.2
Vaccinium vitis idaea. Брусника	18	42.9	69	45.1
Arctous alpina. Толокнянка	13	31.0	65	42.5
Rubus chamaemorus. Морошка	—	—	1	0.7

Гонобобель и морошка — незимостойкие виды — могут иметь значение только осенью, в год своего созревания. Морошка в пище поморника обычно встречается в незначительном количестве, гонобобель же при обильном урожае может занимать первое место. По наблюдениям Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), в августе 1937 и 1939 гг. *Vaccinium uliginosum* составлял 82% встреч.

Птицы в питании длиннохвостого поморника играют очень незначительную роль. Мы находили остатки молодых воробьиных птиц только в первой половине июля, когда, подобно другим хищникам, длиннохвостые поморники ловят их в период вылета. Краткость этого периода определяет то небольшое значение, которое имеют птицы в общем балансе пищи длиннохвостых поморников.

Питание короткохвостого поморника. По питанию короткохвостого поморника нами было собрано 203 данных в тундре севернее оз. Ярро-то (1942 г.) и 35 данных в устье р. Ныды на Малом Ямале (1943 г.)

1942 год был богат грызунами; в 1943 г. лемминги почти совершенно отсутствовали в тундре. Собранный нами материал позволяет сравнить питание короткохвостого поморника в разные годы (табл. 30, стр. 61).

Из табл. 30 видно, что при обилии грызунов они составляют основу питания короткохвостого поморника в течение всего лета, без каких-либо сезонных изменений. Частота встреч полевок колеблется от 93 до 100%, причем первое место всегда занимает *Dicrostonyx torquatus* — наиболее легко добываемый вид. Остальные виды пищи встречаются в очень незначительном количестве. Осенью питание поморников становится несколько

Таблица 30

Питание *Stercorarius parasiticus* при обилии мышевидных грызунов (1942 г.), и при отсутствии их (1943 г.)

Видовой состав пищи	Оз. Ярро-то, р. Юрибей, 1942 г.						Устье р. Ныды, (1943 г.)	
	Июнь (21 данное)		Июль (145 данных)		Август (37 данных)		Июль (35 данных)	
	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч	число встреч	% встреч
Mammalia (Microtinae)								
Млекопитающие. Полевки	21	100	135	93.1	36	97.3	15	42.8
Dicrostonyx torquatus. Копытный лемминг	16	76.2	67	46.2	19	51.4	12	34.3
Lemmus obensis. Обский лемминг	4	19.0	52	35.8	13	35.1	3	8.5
Microtus middendorffi. Полевка Миддендорфа	—	—	15	10.3	3	8.1	—	—
Stenocranius gregalis major. Большая узкочерепная полевка	1	4.8	1	0.7	1	2.7	—	—
Sorex sp. Землеройка-бурозубка	—	—	—	—	—	—	1	2.8
Aves. Птицы	—	—	12	8.3	8	21.6	18	51.4
Calcarius lapponicus. Лапландский подорожник	—	—	2	1.4	5	13.5	7	20.0
Anthus cervinus. Краснозобый конек	—	—	—	—	—	—	2	5.7
Acanthis flammea. Чечотка	—	—	—	—	—	—	2	5.7
Motacilla flava. Желтая трясогузка	—	—	—	—	—	—	1	2.8
Passeriformes. Воробьиные (бл. неопр.)	—	—	—	—	—	—	3	8.5
Tringa glareola. Фифи	—	—	—	—	—	—	1	2.8
Limicolae. Кулики (бл. неопр.)	—	—	6	4.1	1	2.7	—	—
Lagopus lagopus. Белая куропатка	—	—	—	—	—	—	1	2.8
Aves. Птицы (бл. неопр.)	—	—	4	2.8	2	5.4	—	—
Яйца белой куропатки	—	—	—	—	—	—	2	5.7
Insecta. Насекомые	1	4.8	7	4.8	—	—	—	—
Pisces. Рыбы	—	—	—	—	—	—	1	2.8
Ягоды	—	—	1	0.7	6	16.2	6	17.1
Vaccinium uliginosum. Гонобобель	—	—	—	—	—	—	5	14.3
Vaccinium vitis idaea. Брусника	—	—	1	0.7	5	13.5	—	—
Rubus chamaemorus. Морошка	—	—	—	—	1	2.7	2	5.7

разнообразнее за счет увеличения количества птиц и ягод, но это нисколько не снижает значения грызунов.

В 1943 г. характер питания короткохвостых поморников был совсем иной. Погадки, собранные нами у единственного гнезда, найденного в устье р. Ныды, только на 42.8% содержали остатки грызунов, а основу питания составляли птицы, из которых первое место принадлежало *Calcarius lapponicus*. В отличие от длиннохвостого поморника, короткохвостый ловит мелких птиц во все периоды их жизни, и они служат основным кормом, возмещающим отсутствие грызунов. Это позволяет ему в годы с небольшой численностью грызунов гнездиться в местах с богатой орнитофауной (речные долины).

Сравнение питания длиннохвостого и короткохвостого поморников показывает, что при одинаково тесной связи с грызунами дополнительные или замещающие корма у них различны. Длиннохвостый поморник при

отсутствии грызунов переходит на питание ягодами, короткохвостый — птицами. Соответственно с этим, по своим повадкам короткохвостый поморник сравнительно более «хищный» и отличается от длиннохвостого большей стремительностью полета и активностью нападания.

Различия в питании частично исключают конкуренцию этих близких видов. В годы отсутствия грызунов, когда напряженность борьбы за существование достигает максимальных пределов, каждый из поморников переходит на свойственный ему викарный корм.

Географическая изменчивость в питании короткохвостого поморника. Сравнение питания короткохвостого поморника в разных точках его ареала дает представление об экологической пластичности этого вида. Для характеристики амплитуды колебаний состава пищи мы можем сравнить материал из мест, наиболее различных по условиям существования, — материковой тундры Ямала и морского побережья Мурмана. Материалы по питанию поморника на морском побережье взяты из работы В. М. Модестова (1939). Для характеристики питания в Ямальской тундре использованы наши сборы в 1943 г. и материалы, собранные в 1938 г. Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучеруком.

В табл. 31 приведены обобщенные данные по питанию короткохвостого поморника в Ямальской тундре и на птичьих базарах о-ва Харлова. Все годы характеризуются минимальной или очень незначительной численностью леммингов. При отсутствии грызунов в материковой тундре короткохвостый поморник переходит на питание птицами и продолжает при этом, по мере возможности, ловить грызунов. В 1938 г., при минимальной численности леммингов, в питании поморников полевки все-таки

Таблица 31

Летнее питание *Stepcorarius parasiticus L.* **в условиях материковой тундры (Ямал) и морского побережья (Мурман)**

(в % от числа встреч)

Вид пищи	Южный Ямал		О-в Харлов (Мурманское побережье)	
	Июль 1938 г.	Июль 1943 г.	15/VI—4/VIII 1939 г.	Лето 1940 г.
	34 погадки	34 погадки + 1 желудок	89 желудков	121 желудок
Полевки	29.4	42.8	—	0.9
Птицы	64.7	51.4	2.2	1.6
Птичьи яйца	6.0	5.7	19.1	34.5
Рыба	—	2.8	60.0	35.5
Ягоды	6.0	17.1	11.1	35.5
Насекомые	—	—	23.6	26.4
Морские беспозвоночные	—	—	3.4	5.0

составляли 29.4%, а в 1943 г., когда лемминги встречались в тундре лишь на отдельных, спорадично разбросанных участках, процент их в питании поморника достигал 42.8. На морском побережье грызуны совер-

шенно не входят в состав пищи поморников. Здесь они питаются довольно разнообразными кормами. В основном рацион поморников о-ва Харлова слагается из четырех групп кормов: рыба, яйца «базарных птиц», насекомые и ягоды. Специализация в использовании этих кормов зашла настолько далеко, что даже при обилии леммингов поморники морского побережья не меняют своего питания, что отмечал В. М. Модестов в 1938 г.

Сравнение питания поморников о-ва Харлова в 1939 и 1940 гг. дает представление о характере годовых изменений в составе их пищи. В 1938 г. поморники питались главным образом рыбой, тогда как в 1940 г. рыба, яйца птиц, ягоды и насекомые играли приблизительно одинаковую роль. При питании такими различными и в то же время массовыми видами корма недостаток одного вида пищи восполняется обилием другого. Можно сказать, что при любых вариациях в соотношении кормов на морском побережье поморники находят достаточную базу для существования. На о-ве Харлове поморники гнездятся ежегодно без сколько-нибудь заметных колебаний численности. В материковой тундре, где роль основного корма играют только одни лемминги, а другие виды пищи не обеспечивают нормального существования поморников, последние целиком зависят от обилия грызунов, и изменения в числе гнездящихся пар хищных чаек повторяют ритм колебания численности пеструшек.

Таким образом, короткохвостых поморников прибрежной и материковой тундры мы можем рассматривать как экологически различные формы. Для каждой из них характерны свои, уже закрепившиеся экологические особенности, связанные с различными условиями окружающей среды. В прибрежной тундре поморники на 70—80% живут за счет моря и птичьих базаров; в тундре материка поморники органически связаны с леммингами, целиком зависят от колебаний их численности и входят в сложную цепь факторов, влияющих на популяцию грызунов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные черты экологии разных биологических групп хищников (орнитофаги и миофаги тундры). После краткого обзора экологии отдельных видов хищных птиц можно отметить некоторые особенности, характерные для разных биологических групп — соколов-орнитофагов и хищников-миофагов.

В первую очередь надо остановиться на специализации их способов охоты. Соколы-орнитофаги ловят птиц, настигая их в воздухе стремительным броском под углом сверху вниз и бьют сильным ударом лап. Такой способ охоты «с налета или в угон» (Формозов, 1934) надо рассматривать как высший тип специализации охоты хищника, в котором соколы достигли наибольшего совершенства. В этом случае столкновение хищника и жертвы происходит в одних и тех же условиях — соколы могут нападать на птиц только в пределах открытых пространств и ловят их в те периоды жизни, когда они наименее скрытны. Последнее определяет сезонные изменения в питании соколов (сезонная роль белой куропатки, мелких воробьиных и т. д.). Интенсивность охоты соколов изменяется в соответствии с суточной активностью птиц, на которую в свою очередь влияют климатические факторы (дождь, ветер и т. д.). Таким образом, успех охоты хищника всецело зависит от поведения жертвы.

В группе хищников-миофагов, хватающих добычу с поверхности земли, возможности ловли тех или иных животных значительно шире. Столкновения хищника и жертвы происходят в самых различных условиях, в за-

висимости от характера рельефа и растительного покрова, а потому и способы охоты у этой группы хищников более разнообразны. Для хищников тундры, согласно классификации А. Н. Формозова (1934), мы выделяем три способа охоты:

1) Подкарауливание — хищник подкарауливает добычу, сохраняя неподвижность. Этот способ охоты характерен для полярной совы, которая подолгу сидит на каком-нибудь возвышении, высматривая грызунов[20]. Места охоты полярной совы обычно приурочены к сильно пересеченной высокой лишайниковой тундре со слабо развитой растительностью. В этих условиях подкарауливание — наиболее эффективный способ охоты. В местах с чахлой растительностью грызун сразу замечает появление летящего хищника, и жертву трудно застать врасплох — зверек всегда будет иметь возможность скрыться в нору, прежде чем его настигнет хищник. Наоборот, охота может быть успешной, когда неподвижно подкарауливающий хищник не будет заметен для жертвы. Интересно отметить, что и при отсутствии удобных возвышений сова не меняет своего способа охоты. Зимой нам приходилось наблюдать сов, подкарауливающих грызунов среди снежной равнины; летом мы не раз отмечали сов, неподвижно сидящих в ровной мохово-сфагновой тундре. Сов, охотящихся с воздуха, наблюдать не приходилось.

2) Высматривание добычи с воздуха. Этим способом обычно охотится канюк. Он или медленно летает над тундрой на высоте 5—8 м, или высматривает добычу, останавливаясь в воздухе. Подобные остановки с характерным трепыханием крыльев требуют большой затраты мускульной силы и свойственны мелким хищникам, приспособленным к ловле добычи с поверхности земли (пустельга, кобчик). Высматривание с воздуха и внезапное нападение на выдавшего свое присутствие зверька — наиболее успешный способ охоты в мохово-ерниковой тундре, где покров мха и заросли ерника скрывают грызунов, в то же время затрудняя последним наблюдение за воздухом. В высокой лишайниковой тундре канюк, подобно сове, охотится, подкарауливая добычу.

3) Скрадывание — способ охоты, характерный для болотной совы, заключается в низком полете над поверхностью земли и внезапном нападении на застигнутую врасплох жертву. При охоте скрадом хищник обычно не поднимается выше 3—5 м, и следует за всеми неровностями рельефа, иногда спускаясь к самой поверхности земли и снова взмывая вверх. Этот способ охоты выгоден при хорошем развитии травянистой растительности, что характерно для мест охоты болотной совы по долинам рек. Иногда этим способом охотится также и канюк.

От специализации способов охоты хищника зависит возможность добывания тех или иных видов грызунов. В питании канюка, легко меняющего способы охоты в зависимости от внешних условий, видовой состав грызунов более разнообразен. Оба вида леммингов встречаются приблизительно в одинаковых количествах (39—44% встреч), а на группу настоящих полевок приходится 22%. Пищу полярной совы, более консервативной в способах охоты, на 65% составляет копытный лемминг.

С другой стороны, значение различных видов грызунов зависит от некоторых черт их биологии — активности, подвижности, защищенности

[20] Привычку совы садиться на возвышенностях ненцы используют для ловли ее в капканы. Для этого капканы расставляют на вершинах холмов или укрепляют на шестах.

занимаемых стаций. Пернатые хищники вылавливают наиболее активных взрослых зверьков и почти совершенно не ловят молодых. Их нападению более всего подвергается малоподвижный копытный лемминг, встречающийся в слабо задерненной лишайниковой тундре.

Обский лемминг по скорости передвижения приближается к полевкам; на поверхности мха им проложена система дорожек, позволяющая ему быстро скрываться от врагов. Пернатые хищники ловят его главным образом во время кормежки: из 28 обских леммингов, найденных в гнездах канюка, у 19 экземпляров во рту были остатки корма. Копытного лемминга, наоборот, канюк ловит во время его перебежек по открытым местам, плохо защищенным растительностью. Из 26 копытных леммингов, подобранных у гнезд канюка, только восемь имели во рту остатки растений.

Быстро бегающие полевки (узкочерепная и полевка Миддендорфа) доступны для хищников в критический ранневесенний период, когда они при таянии снега лишены убежищ.

В жизни хищников большое значение имеют постоянство и устойчивость кормовых запасов в различные годы. В этом отношении положение соколов-орнитофагов и хищников-миофагов будет диаметрально противоположным. Общее число летующих в тундре птиц мало изменяется по годам, и соколы-орнитофаги всегда имеют достаточное количество пищи. Численность отдельных видов птиц подвержена резким колебаниям, но в общем балансе это не имеет существенного значения, и годовые изменения в питании соколов сводятся к преобладанию тех или иных видов (большое число встреч краснозобого конька в погадках дербника за 1941 г., куропатки в пище сапсана за 1939 г., куликов за 1941 г. и т. д.) Мышевидные грызуны — пищевой ресурс хищников-миофагов — подвержены резким изменениям в численности: от изобилия в одни годы до почти полного отсутствия в другие. Соответственно столь же резко меняется обеспеченность пищей этой группы хищников. Разница в характере кормовых запасов, устойчивое их состояние у одной группы хищников и неустойчивое у другой определяют глубокую разницу в биологии размножения, в распределении и численности этих двух групп.

Численность гнездящихся в тундре соколов мало изменяется по годам. Наблюдения на р. Щучьей с 1937 по 1942 г. показали, что число гнездящихся пар осталось неизменным и все они были привязаны к определенным гнездовым участкам. Общая плотность в тундре гнезд соколов невелика. На водоразделах расстояние между гнездами сапсана достигало 20 км и больше, но по берегам небольших речек с богатой орнитофауной оно сокращалось до 1.5—3 км. Надо отметить, что расстояние между гнездами ни в какой мере не определяет величины охотничьего участка. Для соколов характерен большой радиус облета («радиус крейсирования» по A. Leopold, 1933), который может достигнуть 40 км (Uttendörfer, 1939).

Число хищников-миофагов всецело зависит от обилия грызунов. В годы высокой численности леммингов хищники с предельной плотностью и более или менее равномерно заселяют все пространство тундры, гнездясь через каждые 2—3—4 км.[21] В этом случае расстояние между гнездами определяет величину охотничьего участка, который у хищников-миофа-

[21] При этом надо отметить, что распределение гнезд хищников всецело отражает особенности стационарного распределения грызунов, образуя скопления в стациях, наиболее густо заселенных грызунами (наши наблюдения 1942 г.).

гов, как правило, не велик и исчисляется в 7—10—12 км² (наблюдения 1942 г.). В годы средней численности грызунов число гнездящихся пар резко уменьшается. Гнезда хищников встречаются единично (наблюдения 1941 г.) или пятнами в соответствии с очагами повышенной численности грызунов (наблюдения 1939 г.). Наконец, в годы полного отсутствия леммингов хищники-миофаги совершенно не гнездятся в тундре и даже не встречаются в ее пределах (наблюдения 1938 г.).

Прямая зависимость хищников-миофагов от обилия грызунов на небольшой площади охотничьего участка определяет отсутствие у них привязанности к постоянным местам гнездовья: они гнездятся там, где находят достаточное количество пищи. Подвижность гнездового ареала и способность хищника менять его границы А. Н. Формозов и Н. В. Бируля (1937) считают одной из характерных черт биологии хищных птиц, связанных с грызунами. В литературе имеются достоверные указания на перемену мест гнездовья птицами этой группы. Молодой мохноногий канюк, окольцованный в Швеции, через три года был добыт на гнездовье в СССР на р. Оми, в 1650 км от своей родины (Schüz и Weigold, 1931). Болотная сова, окольцованная в Силезии, через год была добыта в Латвии, но в этом случае факт гнездования на новом месте остался неустановленным (Uttendörfer, 1939). Тот же автор описывает случай, когда при массовом размножении мышевидных грызунов болотные совы появились на гнездовье в тех местах, где их не было в течение 10 лет. Оседание на гнездовье болотных сов в местах, где они находят достаточное количество пищи, наблюдал Н. Н. Сомов (1897); П. П. Сушкин (1897, 1908) отмечает перемену мест гнездовья для черных грифов и коршунов. Птиц, легко меняющих места гнездования в зависимости от размещения запасов пищи, О. Уттендорфер называет странствующими или «цыганскими» птицами (Zigeunervögels).

Классический пример таких странствующих птиц — клесты и розовые скворцы; к ним же относятся хищники, не имеющие устойчивой кормовой базы.

В тундре в годы отсутствия грызунов резкое снижение численности хищников происходит главным образом за счет откочевки, но если пищи не окажется на большой территории, вполне вероятна и гибель самих птиц. Так, например, И. Г. Пидопличка (1930) отмечал вымирание сипух от кокцидиоза. Резкие колебания численности хищников-миофагов связаны с не менее резкими изменениями интенсивности размножения, что отличает их от соколов-орнитофагов, имеющих постоянную норму прироста популяции. Число яиц у соколов мало варьирует по годам и не превышает 4—5. Мохноногий канюк в годы, богатые грызунами, откладывает 5—6 и даже 7 яиц (Wessel, 1909; Schaanning, 1907); величина кладки у полярной совы достигает 10—12, а по сведениям Г. Нейтхаммера (Neithammer, 1938) — 14 яиц. Птенцы соколов даже при наличии разницы в размерах, как правило, развиваются нормально. У них отсутствуют каннибализм и связанная с недоеданием детская смертность. Обычно соколы выкармливают всех вылупившихся птенцов. У хищников-миофагов гибель маленьких птенцов от недостатка пищи — весьма обычное явление, отмеченное многими авторами (Жарков и Теплов, 1932, Зверев, 1930; Осмоловская, 1939 и др.). Кроме того, у этой группы хищников нередко отмечается каннибализм. О. Уттендорфер описывает случай, когда в гнезде болотной совы сами родители съели двух птенцов. Каннибализм в гнезде сипухи наблюдал В. М. Попов (1938).

Разница в размерах птенцов сама по себе создает предпосылки

к гибели наиболее слабых, и в этом отношении важен вопрос о связанных с кормлением инстинктах родителей. Соколы кормят птенцов долго и тщательно, равномерно распределяя пищу между ними; хищники-миофаги не заботятся об этом, и благополучное выкармливание всех птенцов рассчитано у них на обилие и избыток пищи. Гибель младших, наиболее слабых птенцов при общем недостатке корма дает возможность выкормить остальных птенцов и этим выгодна для вида в целом.

У гнезд сапсанов мы никогда не отмечали скоплений излишков пищи. Мало того, у соколов нам удалось подметить стремление спрятать, сохранить остатки пищи в виде запасов, что вообще не было отмечено для дневных хищных птиц. В августе 1941 г. у гнезда дербника мы нашли совершенно целого краснозобого конька, спрятанного под корнем пня, где сидел вылетевший из гнезда молодой. В начале июня 1942 г. у гнезда сапсана задняя часть недоеденного кулика была засунута в щель почвы, а у другого гнезда в трещине земли мы нашли совершенно целого, но уже сгнившего кулика — видимо, потерянный запас прошлого года. Специальное запасание пищи у соколов связано с зависимостью успеха их охоты от многих чисто внешних факторов, нарушающих ловлю (дождь, ветер и т. д.). Недолго сохраняющиеся мясные запасы могут обеспечить кормом голодающих соколов в течение этого короткого периода.

У хищников-миофагов выкармливание больших выводков в годы обилия пищи приводит к резкому подъему их численности; наоборот, в годы отсутствия пищи их численность автоматически выравнивается в соответствии с кормовыми ресурсами за счет резкого сокращения числа гнездящихся пар, яиц в кладках и выкормленных птенцов. Наряду с такой высокой пластичностью размножения подвижность хищных птиц, способность их откочевывать и скопляться в местах обилия корма увеличивают быстроту их реакции на изменение кормовой базы и делают ее более заметной. Это позволило А. Н. Формозову (1934, 1937) разработать вопрос об использовании хищных птиц в качестве индикатора на численность грызунов — вредителей сельского хозяйства, носителей заразных заболеваний. В тундре применение этого метода имеет значение для прогноза численности важного пушного зверя — песца, который также зависит от численности грызунов, но не реагирует на ее изменения так резко и быстро, как хищные птицы.

В ы б о р о ч н о с т ь в п и т а н и и х и щ н ы х п т и ц и е е з н а ч е н и е. Вопрос о выборочности пищи получил хорошую разработку и освещение в гидробиологической литературе. Согласно определению А. А. Шорыгина (1939), под выборочностью надо понимать «способность рыб питаться кормовыми организмами в иной пропорции, чем они представлены в окружающей среде». По характеру выборочности А. А. Шорыгин различает пассивную избирательную способность, зависящую от морфологической специализации хищника, и ее активную форму, когда выборочность связана с определенным предпочтением более полноценной, легко доступной пищи. Выборочность в питании хищника определяется, с одной стороны, специализацией самого хищника, с другой — характером защитных приспособлений жертвы, ее обилием и доступностью.

Изучение питания хищных птиц показало, что для каждого вида характерен свой набор кормов. Видовое разнообразие пищи хищника зависит от степени его специализации и связи с определенным типом добычи. Чем у́же специализация хищника, тем меньше круг используемых

им кормов и тем резче в его питании будет вырисовываться так называемая выборочность, или предпочтение определенного вида добычи. В этом случае, по терминологии А. А. Шорыгина, мы имеем дело с пассивной избирательной способностью хищника. Преобладение открыто живущих птиц в питании сапсана служит хорошим примером выборочности такого типа.

В пределах круга доступных для хищника животных он может выбирать наиболее полноценные в пищевом отношении виды. В этом случае выборочность будет активной. Хищник активно выбирает те виды добычи, которые служат наиболее ценной и вкусной пищей. Например, большинство хищников, при наличии достаточного количества грызунов, почти никогда не ловят лягушек и жаб, несмотря на их обилие и легкую доступность. Грызуны, по сравнению с лягушками, обладают значительно более ценными пищевыми качествами, тогда как голая, богатая ядовитыми железами кожа амфибий отталкивает хищников. Активная выборочность связана с наличием защитных приспособлений у жертвы, понижающих ее вкусовые качества.

В том случае, когда в питании хищника преобладает наиболее обильный и доступный вид добычи, мы не можем говорить об избирательной способности хищника. Здесь в деятельности хищника нет элемента активной выборочности, так как он ловит ту добычу, которую легче поймать. Преобладание в его питании определенного вида добычи можно назвать видимой или ложной выборочностью. К этому типу выборочности относится преобладание копытного лемминга в пище поморников. При отсутствии особой специализации поморники ловят наиболее доступный вид, что создает в их питании видимую выборочность. Тот же характер носит выборочность в питании серой вороны, когда при обилии грызунов она питается главным образом ими (Динесман и Кучерук, 1937). Сюда же можно отнести все случаи, когда хищники переходят на питание массовым и обильным кормом.

Фактически только знание биологии жертвы и хищника дает нам возможность установить в каждом отдельном случае, с каким видом выборочности мы имеем дело. Без этого обычно трудно бывает сказать, от чего зависит преобладание того или иного вида добычи, тем более что часто оно одновременно может определяться и степенью специализации хищника, и характером специализации жертвы (ее доступность, защитные приспособления). Таким образом, деление на истинную избирательную способность в ее активной и пассивной форме и видимую или ложную выборочность имеет только принципиальное значение.

Согласно системе, разработанной в гидробиологии, величина выборочности измеряется индексом избирательной способности хищников, который равен отношению значения данного вида в пище к значению его в природе. Если индекс избирательной способности равен единице, то выборочность равна нулю. При таком положении хищник ловит добычу в зависимости от ее обилия, и процентные соотношения видового состава пищи пропорциональны численности кормовых объектов в природе. В этом случае для определения количественных соотношений объектов питания в природе возможно применение метода И. Г. Пидопличи (1930), который по частоте встреч грызунов в погадках хищников судил об их относительном обилии в природе. Вполне понятно, что применение этого метода ограничивается только частными случаями, когда мы имеем дело с мало специализированными хищниками и с группой грызунов, сходных по своей биологии. Экологическая однотипность объектов питания — необходимое усло-

вие для получения правильных результатов при определении обилия данного вида по частоте встреч его в питании хищника. На нашем материале можно привести хорошие примеры, в каких случаях возможно применение этого метода. Так, например, по видовому составу пищи канюка мы можем судить об относительной численности двух видов пеструшек. В погадках канюка, собранных в водораздельной тундре севернее оз. Ярро-то, копытная и обская пеструшки встречались приблизительно в одинаковом количестве (44.1% встреч *Dicrostonyx torquatus* и 39.8% встреч *Lemmus obensis*, см. табл. 7), тогда как по материалам из района р. Щучьей (Дунаева и Кучерук, 1941) в питании канюка копытная пеструшка встречалась в 39.2%, а обская — в 7.4% случаев). Из этих цифр можно сделать вывод, что обский и копытный лемминги в тундре севернее оз. Ярро-то встречаются приблизительно в равных количествах, тогда как в долине р. Щучьей обский сильно уступает в численности копытному. Значительное сходство в биологии обоих видов леммингов и пластичность в способах охоты канюка, который одинаково успешно охотится, летая над тундрой или подкарауливая добычу, дают нам право утверждать, что встречаемость леммингов в питании канюка действительно пропорциональна их численным соотношениям в природе.

С другой стороны, по питанию канюка мы не можем судить о численности настоящих полевок. В долине р. Щучьей полевка Миддендорфа не уступает по обилию копытной пеструшке, однако в пище канюков этот вид встречается всего в 3.4% случаев, т. е. интенсивность вылова этого вида значительно ниже его численности. То же можно сказать о большой узкочерепной полевке. По встречам леммингов и полевок мы не можем судить о численных отношениях этих двух групп в природе, так как доступность их для хищника совершенно различна. Следовательно, метод определения относительной численности объектов питания по частоте встреч их в погадках хищников применим только в узких, строго ограниченных рамках в тех случаях, когда нам достаточно хорошо известны особенности биологии жертвы и степень специализации хищника.

На противоположной точке зрения стоит американский зоолог Мак-Эти (McAtee, 1932). По его представлениям, «главным фактором в выборе пищи, несомненно, является наличие в данный момент доступной пищи, и поэтому хищничество находится в пропорциональном соотношении с населением. Хищничество имеет место независимо от защитных приспособлений» (цит. по Карпентер и Форд, 1935).

Взгляды Мак-Эти, приводящие к отрицанию адаптивного значения защитных приспособлений, подверглись критике ряда зоологов (Benson, 1933; Dice, 1937) как противоречащие теории Ч. Дарвина. Согласно учению Дарвина, специализация хищников идет параллельно со специализацией их объектов питания и их развитие взаимно обусловливает друг друга. Усовершенствование средств к нападению и ловле добычи вызывает развитие защитных приспособлений у жертвы, что в свою очередь стимулирует эволюцию хищника. В результате между определенным видом хищника и жертвой возникает тесная, исторически сложившаяся взаимная связь, которая приводит к совпадению их биологических циклов и т. д. Связь с определенным типом добычи определяет выборочность в питании хищника. Отрицание выборочности (точка зрения Мак-Эти и Пидоплички) снижает значение хищников как фактора отбора. Если хищничество, по выражению Мак-Эти, «идет независимо от защитных приспособлений», то и защитные приспособления жертвы должны были возникнуть не под влиянием воздействия хищников, а каким-то другим путем. В действи-

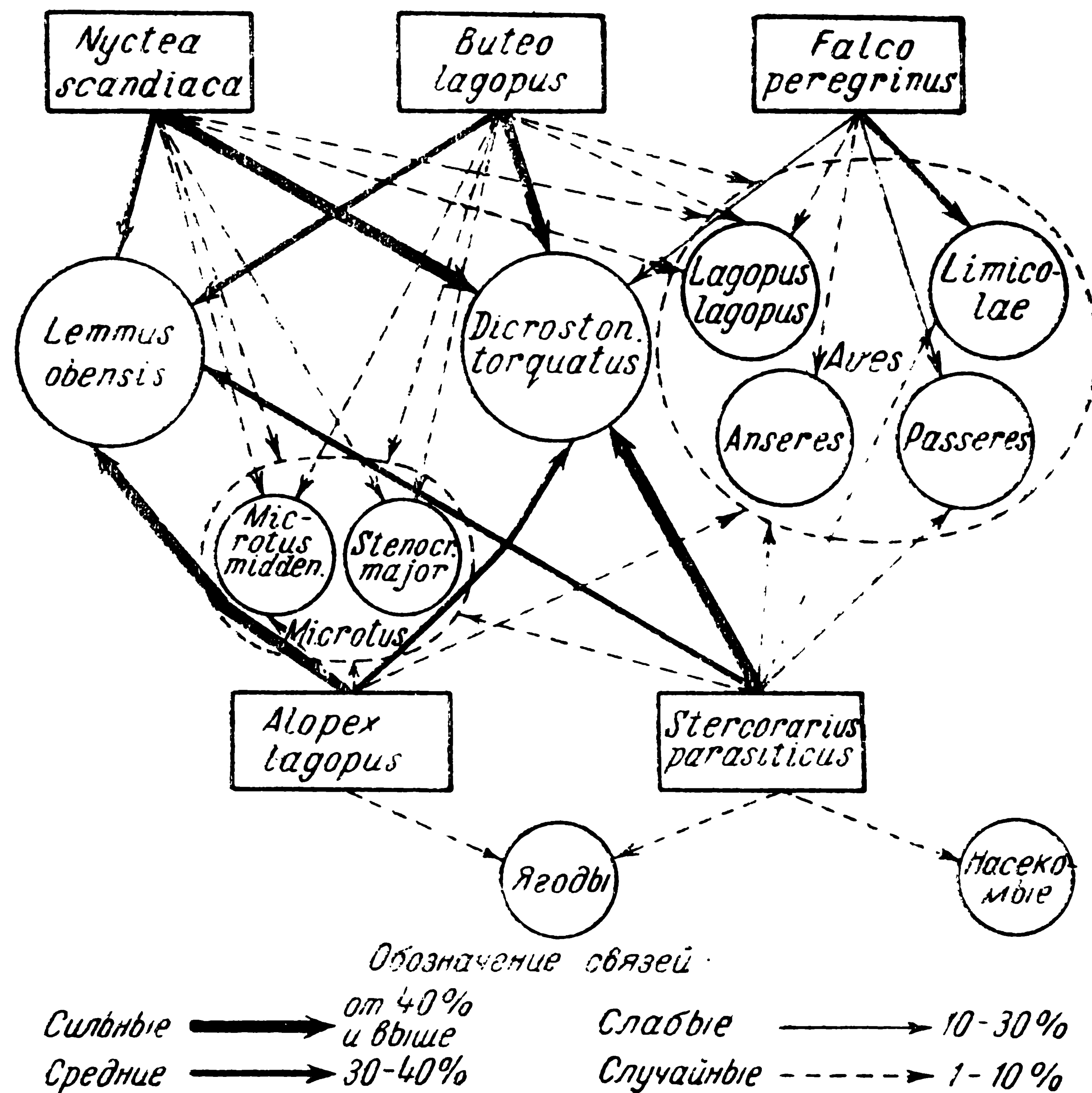
тельности мы видим, что специализация в питании приводит к усиленному воздействию хищников на определенный вид добычи и к возникновению у них ряда защитных приспособлений. В тундре хорошим примером отбирающего действия хищных птиц служит окраска копытного лемминга и его способность затаиваться, прижимаясь к земле. Копытный лемминг — единственный вид из северных полевок, обладающий ярко выраженной криптической (маскирующей) окраской в различные сезоны года. Летом буроватые и сероватые тона его меха удивительно подходят к блеклому фону пятнистой лишайниковой тундры, а пестрота расцветки дает расплывчатый контур затаившегося зверька. Зимой же он приобретает чисто белую или беловатую окраску. Если принять во внимание, что копытный лемминг служит основой питания всех видов пернатых хищников, ориентирующихся при поисках добычи главным образом зрением, то можно сделать заключение, что эволюция его защитных приспособлений (сезонная окраска и др.) шла под непосредственным влиянием хищных птиц. Из них наибольшее значение имеет полярная сова, которая тесно связана с копытным леммингом в течение всего летнего сезона (см. выше о питании полярной совы). К сожалению, наши наблюдения ограничиваются только летним периодом и мы не имеем достаточных материалов ни по зимней экологии лемминга, ни по питанию остающейся в тундре полярной совы, но несомненно, что эволюция этих глубоко эварктических видов шла параллельно и в тесной взаимной связи.

Значение хищников в эволюции животного мира связано со способами отыскивания добычи и нападения на нее. Хищные птицы во время охоты пользуются главным образом зрением и поэтому их влияние на эволюцию жертвы сказывается в возникновении защитных приспособлений, скрывающих жертву от глаз хищника, — криптическая окраска, способность затаиваться и т. д. Хорошими примерами служат описанные выше поведение и окраска пуховых птенцов куликов. Точно так же среди насекомых случаи мимикрии, апосематической (отпугивающей) окраски и другие защитные приспособления, связанные с зрительными восприятиями, возникли под отбирающим влиянием мелких насекомоядных птиц.

С этой точки зрения воздействие на эволюцию жертвы пернатых хищников будет отличаться от аналогичного влияния хищных млекопитающих. Последние ловят грызунов не только на поверхности земли, но нередко проникают в убежища и разрушают их. Такой способ охоты определяет эволюцию в строении нор, их усложнение и меньшую доступность, а также характер поведения и способов защиты самого грызуна. В отличие от копытного лемминга, обская пеструшка, населяющая низинные участки тундры и пользующаяся защитой зарослей березки, моховых и осоковых кочек, спасается от своих врагов, быстро бегая по системе дорожек и скрываясь в ходы среди мха. При таких условиях она значительно реже становится добычей хищных птиц, но песец, чующий пеструшку сквозь толщу мха, успешно ловит ее во все сезоны, и именно этот вид служит основой его питания. В критических случаях обский лемминг энергично защищается, что мы неоднократно отмечали при охоте фокстерьера.

Характер защитных приспособлений жертвы тесно связан с особенностями специализации хищника, действующего как фактор отбора, и адаптивное значение их вскрывается при выяснении способов охоты хищника. Параллельное изучение экологии хищника и жертвы выявляет их взаимоотношения и проливает свет на пути их эволюции.

Пищевые связи хищников тундры. В любых экологических условиях можно выделить наиболее важные животные корма, вокруг которых группируются их потребители. Связь потребителей с объектами их питания может быть различной. Некоторые животные составляют излюбленную или главную пищу хищника, и с ними пищевая связь будет наиболее сильной. Другие виды пищи играют дополнительную или замещающую роль, и при наличии излюбленной пищи хищники в значительно меньшей степени связаны с ними (средние по силе связи). Наконец,



Фиг. 12. Пищевые связи хищников в год высокой численности мышевидных грызунов (по материалам 1942 г.)

всегда имеется группа вынужденных или случайных кормов, связь с которыми будет наиболее слабой. Чем разнообразнее корма в данном биоценозе, тем в меньшей степени пищевые связи хищников будут сосредотачиваться на одном каком-нибудь объекте питания. По терминологии А. А. Шорыгина, величина пищевого сходства определяет объем конкуренции двух организмов. В том случае когда видовой состав пищи хищников значительно отличает их друг от друга, объем конкуренции между ними будет невелик.

В условиях тундры мы имеем как раз обратную картину. Здесь нет разнообразия основных кормов. Наиболее важные животные корма представляют только две группы — мышевидные грызуны и птицы. Вокруг этих кормов группируются все хищники тундры.

Однообразие кормов определяет большое сходство в питании различных хищников. Особенно хорошо это заметно в год, богатый мышевидными грызунами. На фиг. 12 представлены пищевые связи хищников по материалам, собранным севернее оз. Ярро-то в 1942 г. Из этой схемы

видно, что все сильные пищевые связи концентрируются вокруг двух видов леммингов.[22] Даже орнитофаг сапсан в значительной степени питается копытным леммингом, что ослабляет его влияние на птиц. Песец связан главным образом с обским леммингом; все пернатне миофаги (полярная сова, канюк, короткохвостый поморник) в основном питаются копытным. К ним относится также длиннохвостый поморник, который в годы, богатые грызунами, по питанию близок к короткохвостому.

Таким образом, в год обилия леммингов спектры питания пернатых миофагов почти полностью совпадают; все они на 97—99% питаются грызунами и из них на 44—64% копытным леммингом. В результате белая сова, канюк и поморники выступают как непосредственные конкуренты.

Несмотря на большое сходство питания, в год, богатый грызунами, конкуренция между хищниками не будет напряженной. Напряжение конкуренции, по определению А. А. Шорыгина (1939), измеряется отношением потребности в пище к ее наличию. В год подъема численности грызунов лемминги бывают настолько обильны, что вполне удовлетворяют потребности хищников.

Канюк обычно съедает в день от пяти до восьми грызунов. Если взять среднее — шесть грызунов, то для прокормления одной пары в течение четырех летних месяцев потребуется 1440 зверьков (6 × 120 × 2). Кроме того, на выкармливание выводков в среднем из трех птенцов в первый месяц, из расчета два грызуна в день на птенца, требуется 180 грызунов (2 ×30 ×3), а во второй, из расчета четыре грызуна в день на птенца, нужно еще 360 (4 ×30 ×3) зверьков. Следовательно, одна семья канюков в течение летнего сезона уничтожает около 2000 грызунов (1440+180+360= =1980). По нашим наблюдениям, в годы, богатые грызунами, канюки гнездятся на расстоянии 2—3 км друг от друга, и, следовательно, выводок находит себе достаточное пропитание на площади в 6—9 км.² По наблюдениям в 1942 г., несмотря на обилие хищников, численность грызунов нисколько не уменьшилась к осени. В сентябре лемминги попрежнему были многочисленны и влияние пернатых хищников сказалось только в изменении возрастного состава популяции.

Следовательно, при большом обилии лемминги полностью удовлетворяют потребности хищников, и конкуренция из-за пищи в годы массового размножения грызунов не бывает напряженной. В отношениях пернатых миофагов и песца сила конкуренции ослабляется также частичным разделением их спектров питания. Как указывалось выше, песец питается главным образом обским леммингом, тогда как пернатые хищники наиболее тесно связаны с копытным. Это разделение уменьшает объем конкуренции между песцом и пернатыми хищниками, и при обилии грызунов, когда напряжение конкуренции не велико, обилие хищных птиц не подрывает кормовой базы этого важного промыслового зверя.

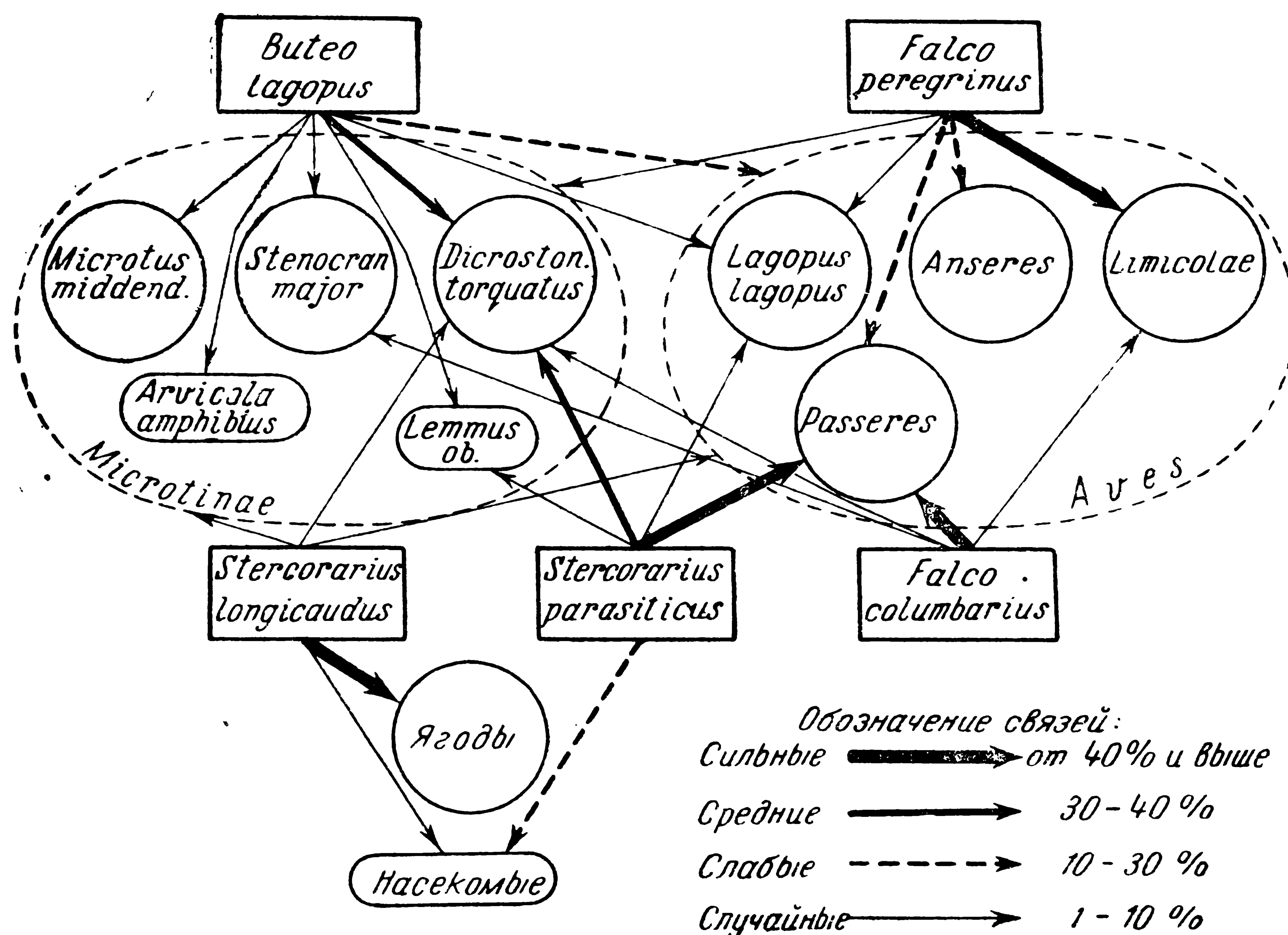
В годы массового размножения мышевидных грызунов численность хищников ограничивается не столько количеством пищи, сколько наличием удобных для норения и гнездования мест, и в этом направлении может обостряться конкуренция между ними. Хорошим примером может служить распределение гнезд канюка в 1942 г. (см. выше).

При падении численности мышевидных грызунов вопрос о наличии пищи становится основным фактором, определяющим взаимоотношения хищников. Уменьшение количества корма увеличивает напряжение пи-

---

[22] Сила связи определялась частотой встреч (в %) данного вида в пище хищников. Соответственные обозначения сделаны на рисунках.

щевой конкуренции, и в результате все возрастающей борьбы за пищу комплекс хищников, связанных с грызунами, распадается. Хищники выходят из этой борьбы двумя путями. Часть покидает данную территорию тундры и совершенно выключается из ее биоценозов. Сюда относятся виды, которые не находят здесь достаточного количества замещающих кормов, — полярная сова, в значительной степени канюк. В годы с незначительной численностью грызунов эти виды встречаются в тундре как исключение и не размножаются.



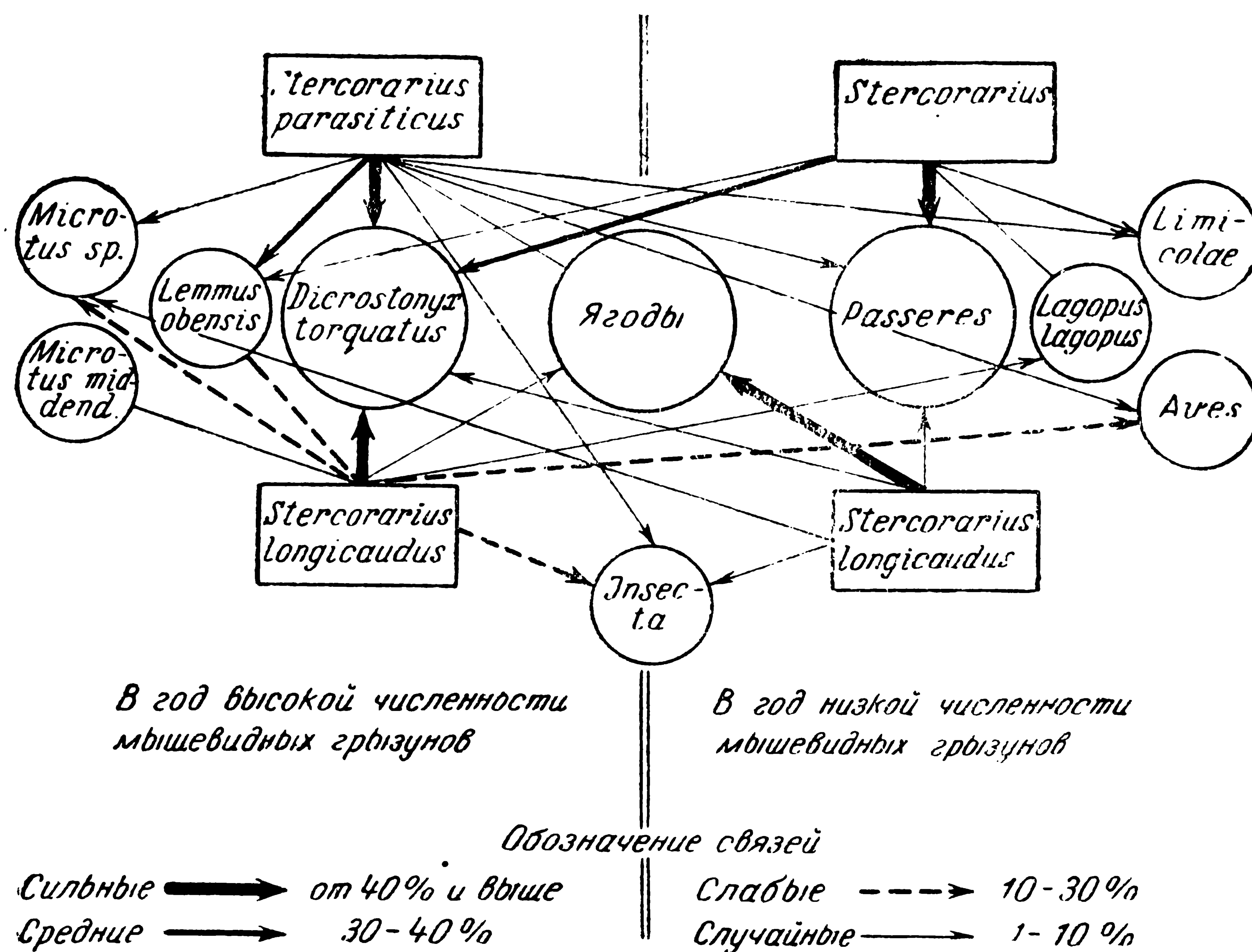
Фиг. 13. Пищевые связи хищников в годы средней и малой численности мышевидных грызунов (по материалам 1939, 1941 и 1943 гг.)

Другие хищники остаются в тундре, но переходят на питание замещающими кормами. Это уменьшает объем конкуренции между ними. К этой группе хищников относятся поморники. На фиг. 13 изображены пищевые связи при средней и малой численности мышевидных грызунов. Основное отличие этой схемы от предыдущей заключается в отсутствии сильных связей с грызунами. Все остающиеся в тундре хищники связаны с питанием птицами, и только длиннохвостый поморник переходит на питание ягодами.

При построении фиг. 13 были использованы материалы по питанию хищников, собранные в разные годы. Для канюка взяты данные за 1939 г. из работы Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), по остальным видам — наши наблюдения за 1941 и 1943 г. Все эти годы численность грызунов не поднималась выше среднего уровня, и потому сборный характер этой схемы не мешает нам сравнивать ее со схемой пищевых связей при обилии грызунов в 1942 г.

Большее значение имеет то, что материал, использованный для фиг. 13, был собран в долине р. Щучьей, а по короткохвостому поморнику — в устье р. Ныды. Особенности распределения кормов в водораздельной тундре и в долине реки накладывают некоторый отпечаток. Для фауны гры-

зунов долины р. Щучьей характерно преобладание полевок, присутствие водяной крысы и незначительное количество обского лемминга. (Эти характерные особенности в количественных соотношениях грызунов схематично изображены величиной соответственных кружков.) Но главное отличие фауны речной долины заключается в обилии птиц. Пернатые хищники, обитающие в долине реки, связаны главным образом с этой группой кормов. Здесь к их комплексу присоединяется типичный орнитофаг — дербник. Весьма вероятно, что короткохвостый поморник и отчасти ка-



Фиг. 14. Пищевые связи поморников

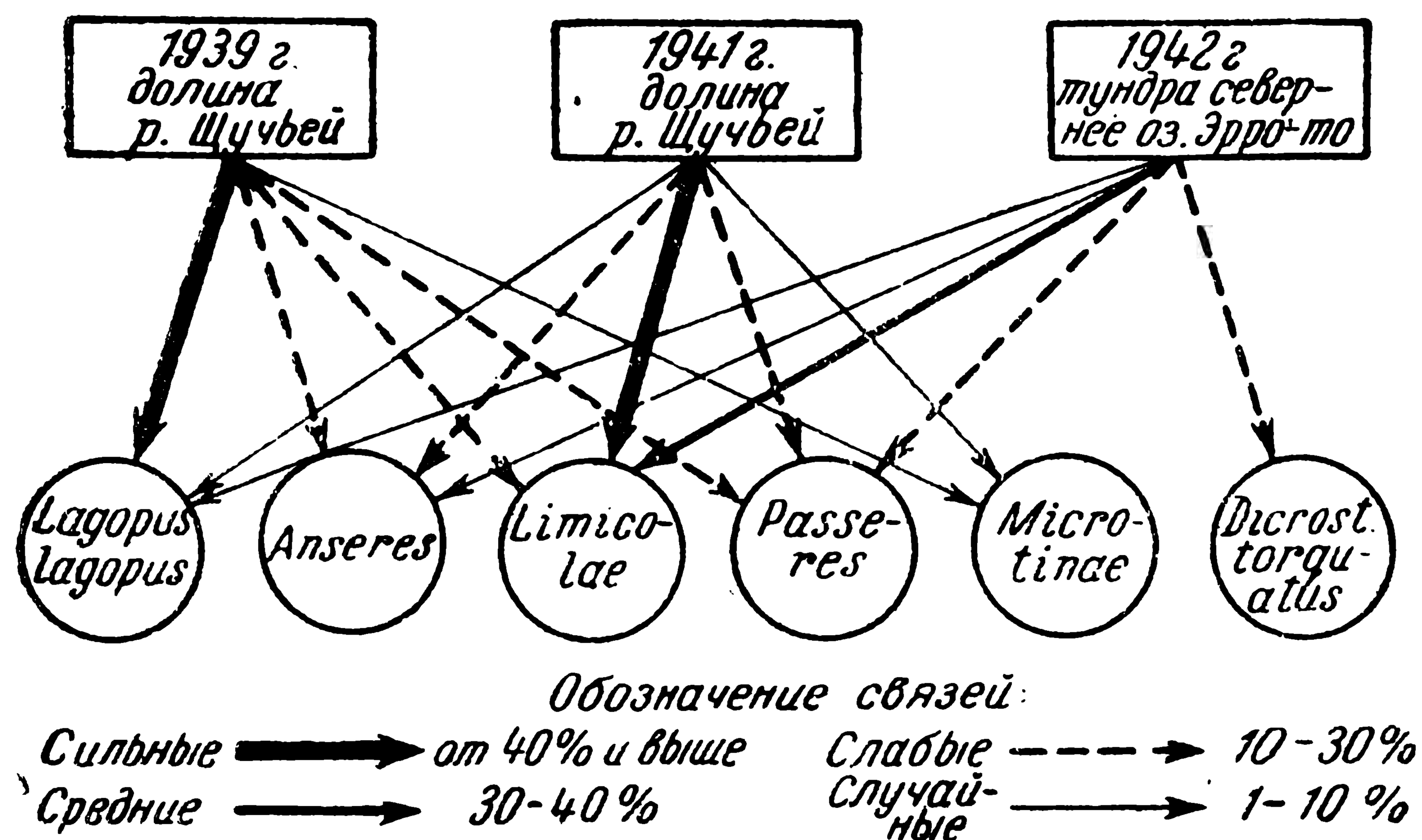
нюк при отсутствии грызунов имеют возможность гнездиться только в речных долинах, где они находят достаточное количество дополнительной пищи. В водораздельной тундре, бедной птицами, если нет леммингов, указанные хищники исчезают наряду с полярной совой и песцом. При этом канюк более чувствителен к изменению численности грызунов. Птицы служат для него только дополнительной, но не замещающей пищей, тогда как короткохвостый поморник легко переходит на почти полное питание птицами.

Таким образом, резкие изменения численности грызунов приводят к полной перегруппировке всех пищевых связей хищников. Тесная связь с грызунами нарушается. Одни хищники, для которых грызуны служат единственным источником пищи, не размножаются и откочевывают, другие остаются в тундре в незначительном количестве, дополнительно питаясь птицами, и, наконец, третьи целиком переходят на замещающие корма.

На фиг. 14 изображены пищевые связи поморников в годы с обилием мышевидных грызунов и при отсутствии их.[23] Из схемы видно, что при

[23] Для характеристики питания длиннохвостого поморника использованы материалы по летнему питанию этого вида, собранные Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучеруком в 1939 г., в остальных случаях приводятся наши данные.

достаточном количестве пеструшек характер питания обоих поморников одинаков. И короткохвостый и длиннохвостый поморники ловят главным образом копытного лемминга. В этом случае, как указывалось выше, объем конкуренции, который измеряется сходством питания, будет наибольшим, но при обилии корма напряжение конкуренции не велико. В годы с незначительной численностью грызунов конкуренция возрастает; это приводит к разделению спектров питания: короткохвостый поморник переходит на питание птицами, длиннохвостый — на питание ягодами. В результате интересы поморников расходятся, происходит уменьшение сферы их соприкосновения, что в конечном итоге исключает конкуренцию между ними. Этот пример интересен в теоретическом отношении, поскольку конкуренция между близкими видами бывает обычно особенно обостренной.



Фиг. 15. Изменения пищевых связей сокола-сапсана по годам

При наличии хотя бы незначительного количества грызунов все хищники-миофаги, остающиеся в тундре, наряду с переходом на замещающие корма, по мере возможности продолжают вылавливать леммингов (см. фиг. 13). В этот период пернатых хищников можно рассматривать как серьезных конкурентов песца, но при этом надо иметь в виду, что по сравнению с хищными птицами песец значительно сильнее зависит от грызунов и первый реагирует на падение их численности. Песец зависит от численности пеструшек не только в летний период выкармливания выводка, но и в течение гораздо более продолжительного срока — времени гона, беременности, зимнего нагула; поэтому характер его размножения определяется задолго до появления в тундре хищных птиц. В годы с низкой численностью леммингов песец обычно не норится и ведет кочевой образ жизни, при котором спорадично гнездящиеся канюки и поморники не могут иметь значительного влияния на его существование. В случае норения песца в малокормные годы соприкосновение его с отдельно гнездящимися хищниками может носить только частный характер, но, безусловно, взаимоотношения хищников при подобных обстоятельствах представляют исключительный интерес.

Изменения пищевых связей хищников-орнитофагов сводятся к переходу с питания одним видом птиц на питание другими в зависимости от изменения их количественных соотношений. Последнее наглядно иллюстрирует фиг. 15, на которой представлены пищевые связи сокола-сапсана за

1939, 1941 и 1942 гг. В 1939 г., при обилии куропатки, сапсан главным образом питался ею; в 1941 г., в год отсутствия белой куропатки, перешел на питание куликами и, наконец, в водораздельной тундре, где фауна птиц значительно беднее, при массовом размножении грызунов сапсан в значительном количестве ловит копытного лемминга (1942 г.). Аналогичным примером служат изменения в питании дербника, который в один год ловит больше куликов, а в другой — мелких воробьиных.

ЛИТЕРАТУРА

Антипин В. М. Фауна позвоночных о-вов Новой Земли. Пробл. Арктики, 1938, № 2.

Бианки В. К авифауне устья р. Оби и прилежащей части полуострова Ямала. Ежег. Зоол. музея Акад. Наук, 1909, т. 14.

Бируля А. А. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири. Изв. Акад. Наук по физ.-мат. отд., серия 8, 1907, т. 18, № 2.

Воробьева К. Е. Материалы для характеристики пролета птиц в окрестностях Якутска (наблюдения 1927—1928 гг.). Ежег. Зоол. музея АН СССР, 1931.

Гизенко А. И. Пернатые конкуренты песца по кормам. Сов. охотник, 1941, № 4.

Дементьев Г. П. К экологии соколов в Арктике. В кн. Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 1941, т. 6.

Динесман Л. Г. и Кучерук В. В. Питание серой вороны. Зоол. журн., 1937, т. 16, вып. 2.

Дунаева Т. Н. и Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала. М., 1941. (Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. Новая серия, отд. зоол., вып. 4).

Жарков И. В. и Теплов В. П. Материалы по изучению роли хищных птиц в Татарской республике. Казань, 1932. (Работы Волжско-Камской промысл. биол. станции, вып. 2).

Житков Б. М. Птицы полуострова Ямала. Ежег. Зоол. музея Акад. Наук, 1912, т. 17, № 3—4.

Житков Б. М. Полуостров Ямал. Зап. Русск. геогр. об-ва по общ. геогр., 1913, т. 49.

Залесский И. М. Обзор географического распространения дневных хищных птиц Западной Сибири. Изв. Сиб. краев. станции защиты раст. от вредит., 1930, т. 3, № 2.

Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Оренбургского края. СПб., 1888.

Зверев М. Д. Опыт изучения биологии сибирских хищных птиц. Новосибирск, 1930.

Карпентер Г. Д. и Форд Э. Б. Мимикрия. М., Биомедгиз, 1935.

Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение. Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1938, т. 5.

Кучерук В. В. Материалы по экологии мышевидных грузынов Южного Ямала. В кн. Сборник научных студенческих работ МГУ, 1940, вып. 12. Зоология.

Михель Н. М. Материалы по птицам Индигирского края. Труды Аркт. ин-та, 1935, т. 31.

Модестов В. М. Питание чаек Восточного Мурмана и их роль в формировании, и жизни птичьих базаров. В кн. Сборник научных студенческих работ МГУ, 1939, вып. 9.

Наумов С. П. Млекопитающие и птицы Гыданского п-ова. Труды Полярной комиссии АН СССР, 1931, вып. 4.

Осмоловская В. И. К экологии мелких соколов Наурзумского заповедника (Сев. Казахстан). В кн. Сборн. научных студенческих работ МГУ, 1939, вып. 6. Биология.

Перелешин С. Д. Зимнее питание песца в Ямальском округе. Зоол. журн., 1943, т. 22, вып. 6.

Пидоплiчка И. Г. Шкiдливi гризуны правобережного лiсостепу та значiня окремих груп у с. господарствi. Кieв, 1930.

Попов В. М. Сипуха та ii iжа в заповiднику «Конча-Заспа». Кiив, 1938. (Матерiали до порайонового вивчення дрiбних звiрiв та птахiв, що ними живляться, вып. 1).

Сомов Н. Н. Орнитологическая фауна Харьковской губернии. Харьков, 1897.

Сушкин П. П. Птицы Уфимской губрении. М., 1897.
Сушкин П. П. Птицы Средней Киргизской степи. М., 1908.
Тугаринов А. Я. и Бутурлин С. А. Материалы по птицам Енисейской губернии. Красноярск, 1911.
Урванцев Н. А. Два года на Северной земле. Л., Главсевморпуть, 1935.
Формозов А. Н. Хищные птицы и грызуны. Зоол. журн., 1934, т. 13.
Формозов А. Н. и Бируля Н. В. Дополнительные данные к вопросу о взаимоотношениях хищных птиц и грызунов. Учен. зап. МГУ, 1937, вып. 13.
Шнитников В. Н. Птицы Минской губернии. М., 1913.
Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых бентофагов Северного Каспия. 1939.
Benson S. B. Concealing coloration among some desert Rodents of the southwestern United States. University of California, Publications in Zoology, 1933.
Bent A. Life histories of north american birds of prey. U. S. National Museum. Bulletin 167 and 170. Washington, 1937—38.
Brüll H. Das Leben deutscher Greifvögel. Jena, 1937.
Demandt C. Brutbiologische Beobachtungen an einem Felsenhorst der Wanderfalken. Beitr. z. Fortpflanzbiologie. d. Vögel, 1937, Mai.
Dice Lee R. Minimum intensities of illumination under which owls can find dead prey by sight. The American Naturalist, 1945, vol. 79.
Dice Lee R. and Blossom P. M. Studies of mammalian ecology in Southwestern Nort America with special attention to the colors of desert mammals. Washington, 1937.
Elton Ch., Chitty D. and other. Canadian arctic wild life enquiry. Journ. animal Ecology, 1937—1942, vol. 6—10.
Greschik O. Magen und Gewölbenuntersuchungen unserer enheimischer Raubvögel und Eulen. Aguila, 1910, Bd. 1, Budapest.
Gross A. The snow owl migration. The Auk, 1936, vol. 44, October.
Hartert F. Die Vögel der paläarktischen Fauna. Berlin, 1912—1921.
Hickey J. Eastern population of the puck hawk. The Auk, 1942, April.
Leopold A. Game management. London, 1933.
McAtee W. L. Effectiveness in nature of so-called protective adaptations in the animal Kingdom chiefly as illustrated by the foddhabits of nearctic birds. Washington, 1932 (Smithsonian Miscellaneous Collections, vol. 85, No 7).
Neithammer G. u. andere. Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. 2. Leipzig, 1938.
Pleske Th. Birds of the eurasian tundra. Boston, 1928.
Schaanning L. Ostfinnmarken fugelfauna. Bergens Museum Aarbok, 1907.
Scalon W. N. Les oiseaux du sud du Taimir. Gerfaut, 1938, fasc. 2.
Schüz E. u. Weigold H. Atlas des Vogelzuges nach den Beringungsergebnissen bei palaearktischen Vögeln. Berlin, 1931 (Abhandlungen aus dem Gebiete der Vogelzugsforschung, No 3).
Seebohm H. The birds of Siberia. 1901.
Uttendörfer O. Die Ernahrung der deutschen Raubvögel und Eulen. 1939.
Vanderplank F. L. The effect of infra-red waves on tawny owls (strix aluco). Proc. Zool. Soc. London, 1934.
Wessel A. B. Ornithologiske Meddelelser fra Sydvaranger. Tromsø Museums Aarshefter, 1909.

Т. Н. ДУНАЕВА

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР ЭКОЛОГИИ ТУНДРОВЫХ ПОЛЕВОК ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛА

ВВЕДЕНИЕ

Изучение экологии тундровых полевок далеко отстало от изучения полевок средней и южной полосы нашей страны. Литературные сведения касаются главным образом географического и лишь отчасти стационарного распределения полевок в тундре. Авторы, давшие несколько более полные описания биологии леммингов и тундровых полевок (Наумов, 1931; Сдобников, 1937; Флеров, 1933), не проводили специальных длительных наблюдений, а занимались грызунами попутно с другими исследованиями. Поэтому сколько-нибудь полного представления о биологии леммингов и полевок, населяющих тундру, до сих пор не имеется. Более подробное изучение биологии тундровых грызунов начато было на Ямале в 1937 г. В. В. Кучеруком и продолжено им совместно с автором этой статьи в летние сезоны 1938 и 1939 гг. Материалы этих экспедиций частично опубликованы (Кучерук, 1940; Дунаева и Кучерук, 1941). Связанные работой по другим темам, мы не уделяли достаточно времени и внимания наблюдениям за грызунами, и потому многое в их биологии оставалось невыясненным.

Дальнейшие работы по экологии позвоночных тундры начаты весной 1941 г. автором совместно с В. И. Осмоловской и продолжались непрерывно до осени 1943 г. За эти $2^1/_2$ года мы были в различных частях п-ова Ямала и вне его пределов: с 26/VI по 20/IX 1941 г. мы работали в среднем течении р. Щучьей, на ее притоках — р. Хе-яхе и р. Танловой, и на возвышенности Сопкай, расширив маршруты 1939 г.

Зазимовав в Салехарде, мы продолжали вести наблюдения в окрестностях города (устье р. Полуя).

В апреле 1942 г., выехав в Яр-Сале, мы начали работу в Ямальском районе, кочуя с оленеводческими колхозами. С начала мая до середины ноября мы проделали маршруты кочевок стад к местам отела и летовок и обратный путь на зимовку в лесотундру. Весенне-летние кочевки охватили район водораздельной тундры от фактории Порцы-яхи (слияние р. Ягоды-яхи и Порцы-яхи) до правобережья р. Юрибея (притоки Палхатун-то-се, Несута-яха). Закончился зимний маршрут 13/XI на фактории Хадата (66° 40′ с. ш.).

Маршрут кочевок и места стационарных работ изображены на фиг. 1 статьи В. И. Осмоловской, помещенной в настоящем сборнике.

Зима и лето 1943 г. были проведены автором в пос. Катравож —40 км южнее Салехарда, в южной лесотундре.

Таким образом, нашими исследованиями за период 1938—1943 гг. охвачена южная и средняя часть полуострова от 67° до 69° 15' с. ш. и участок южной лесотундры на 66° 10' с. ш.

За время экспедиции мы работали в различных типах ландшафтов — от лиственничных редколесий в низовьях Полуя и на Сопкае и до торфяно-кочкарной тундры правых притоков Юрибея.

На р. Щучьей преобладают мохово-ерниковые болотистые тундры. В пойме развиты кустарники — густые ивняки, до 2—3 м высотой; на песчаных участках встречаются ольховники. По р. Хе-яхе большее развитие получают кустарничково-лишайниковые тундры, занимающие левый высокий берег. Низменное правобережье изобилует озерами и старицами. Здесь преобладают мохово-ерниковые участки, грядовые болота, осоковые низины.

Маршруты 1942 г. проходили в основном по главному водоразделу Ямала от Порцы-яхи до правых притоков Юрибея (реки Несуты-яха, Палхатун-то-се). Обследованием были охвачены подзоны южной кустарничковой тундры и типичной тундры (Андреев, 1934). Бóльшая часть маршрута проходила по лишайниково-кустарничковым водораздельным тундрам.

Район южной тундры севернее оз. Ярро-то (верховье Хуты-яхи, Мареты) характеризуется многочисленными озерами, лежащими в обширных, часто глубоких котловинах. Вершины межозерных увалов заняты лишайниковыми тундрами, по склонам располагаются мохово-ерниковые ассоциации. Берега озер и дно котловин заняты осоковыми участками.

На южном берегу оз. Ярро-то появляются водораздельные ивняки, значительную площадь занимают дерновинно-пушицевые болота. Интересны находки остатков лиственничных пней в открытой тундре севернее 68° 40' с. ш., свидетельствующие о более широком некогда проникновении лесной растительности к северу.

В подзоне типичной тундры мы работали с конца мая до первых чисел июля, обследуя территорию правого берега Юрибея между притоками Несуты-яхой и Палхатун-то-се до оз. Сохон-то на севере. Здесь преобладали торфяно-кочкарные тундры, на высоких частях водоразделов — мохово-лишайниковые формации, в долинах рек — невысокие ивняки.

Наблюдения, отлов грызунов и сборы материалов по экологии позвоночных мы производили в течение всего пребывания в тундре — при переходах, переездах и длительных стоянках. В 1938 и 1939 гг. мы отлавливали грызунов, раскапывая норы (в основном копытного лемминга), подкарауливая зверьков на кормежках и перебежках и устраивая ловчие ямы и канавы (для большой узкочерепной полевки). Ловушки (типа Геро) применялись в незначительных масштабах, так как большинство тундровых полевок не идет на приманку. Хорошо действуют ловушки без приманки, с ниточкой, поставленные на кормовых дорожках полевок Миддендорфа и узкочерепных полевок.

В 1941 и 1942 гг. мы добывали грызунов с помощью собаки. Участвовавший во всех наших поездках жесткошерстый фокстерьер хорошо работал по обоим видам леммингов. Эффективность работы собаки по таким видам, как узкочерепная полевка и полевка Миддендорфа, изменялась в зависимости от сезонных изменений в биологии этих подвижных зверьков, крайне быстро бегающих и скрывающихся в защитных норах. Очень

важна помощь собаки для установления свежести норы, присутствия в ней грызунов, регистрации мест кормежек и прочих деталей биологии полевок, доступных лишь собачьему чутью.

За время работы в тундре было отловлено:

Копытных леммингов	620	экз.
Обских леммингов	330	»
Полевок Миддендорфа	80	»
Узкочерепных полевок	350	»
Водяных крыс	120	»

Разобрано и определено более 2500 погадок хищных птиц и поморников, содержащих остатки грызунов.

Определены остатки грызунов в 559 желудках песца (из различных районов полуострова), в основном собранных сотрудниками Салехардской зональной станции. Просмотрены остатки пищи и экскременты песца, собранные у нор и содержавшие остатки 342 грызунов.

Мною использованы экологические наблюдения в тундре Ямала, произведенные В. В. Кучеруком в 1937 г. и при совместных экспедициях 1938—1939 гг. Автор искренне признателен В. В. Кучеруку за неизменное содействие в экспедиционной работе и помощь при обработке материалов. В. И. Осмоловская, принимавшая участие в экспедициях 1941—1942 гг., много помогла мне как при совместной работе, так и предоставлением своих наблюдений и материалов, собранных во время наших раздельных маршрутов. Летом 1943 г. В. И. Осмоловская посетила район Ныды и провела там ряд наблюдений, подтвердивших сделанные нами прогнозы численности леммингов.

За дружескую помощь и участие в сборах и обработке материалов приношу В. И. Осмоловской глубокую благодарность.

Автор крайне признателен проф. А. Н. Формозову за постоянное внимание и ряд указаний при составлении настоящей работы.

На п-ове Ямале обитает два вида леммингов: обский (*Lemmus obensis* Brants) и копытный (*Dicrostonyx torquatus* Pall.), узкочерепная полевка (*Stenocranius gregalis major* Ogn.), полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffi* Poljak.).

В южной части полуострова распространена проникающая из тайги красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall.), полевка-экономка (*Microtus ratticeps* Keyserl et Blas), водяная крыса (*Arvicola terrestris* L.). В строениях человека живет домовая мышь (*Mus musculus* L.), проникающая не далее 68° с. ш.

Не все эти виды имеют одинаковое значение в жизни тундровых биоценозов, так как ареалы некоторых заходят в тундру лишь незначительными участками, число особей невелико и связи с другими обитателями тундры довольно ограничены.

Мы рассмотрим здесь только экологию доминирующих видов полевок, широко заселяющих тундры всего полуострова, встречающихся в некоторые годы в массовом количестве и служащих основными кормами для тундровых хищников. Особенно велико их значение в жизни таких видов, как песец, горностай, полярная сова, канюк и поморники.

Материалы, характеризующие питание важнейших грызунов тундры, дают представление о трофических связях их с определенными группировками растений. Некоторые из последних играют также существенную роль защитного покрова.

ЭКОЛОГИЯ ОБСКОГО ЛЕММИНГА (*LEMMUS OBENSIS* BRANTS)

Стационарное и географическое распределение

Обского лемминга все полярные исследователи характеризуют как обитателя сырых, низменных участков тундры.

Б. М. Житков (1913) находил массу обских леммингов в низменной тундре возле Шараповых Кошек на Ямале в конце мая. А. Н. Тюлин (1938) на о-ве Белом в 1934—1935 гг. также наблюдал многочисленных обских леммингов. Держались они в низкой мохово-осоковой тундре.

В. В. Кучерук в 1937 г. на Южном Ямале наблюдал обского лемминга в самых различных стациях. Пеструшки жили в осоковых болотах низинного типа, в торфяно-кочкарных, мохово-ерниковых тундрах и даже в песчаных участках высокой тундры. Следует подчеркнуть, что летом 1937 г. на Ямале было множество леммингов, причем происходило выселение «избыточного» числа особей в мало свойственные им стации.

Весной 1938 г. мы находили в разнообразных участках тундры гнезда обских леммингов и изредка их трупы, свидетельствующие о прошлогоднем широком расселении этого вида на Южном Ямале.

В. М. Сдобников (1937) в списке обитаемых обским леммингом стаций приводит осоковые болота и сырые луга, торфяно-моховые болота, тундровые болота, тундру среднего увлажнения, водораздельные сухие ивняки, ерники, ольховники, берега озер.

При ярко выраженной приуроченности обского лемминга к увлаженненным участкам диапазон стаций, заселяемых этим видом, довольно широк.

Основными местообитаниями служат различные типы моховых тундр, где обская пеструшка нередко обитает бок о бок с копытной (см. табл. 14). В моховой тундре обский лемминг населяет мохово-ерниковую, моховоосоковую, мохово-сфагновую и моховую крупнокочковатую разности. Для всех этих подразделений характерны бо̀льшая или меньшая заболоченность, наличие сплошного мохового покрова, значительная примесь осок или пушицы, присутствие кустарничков — багульника, полярных ив или полярной березки. Не менее охотно заселяет обский лемминг торфяно-кочкарные тундры, характеризующиеся значительным заболачиванием и растительным покровом из багульника, пушицы, морошки, занимающих кочки, и осок в понижениях между ними. В тундровых кустарниках обский лемминг встречается чаще, чем другие полевки, и мы часто находили этих грызунов в ивняковых зарослях. Обычен этот вид в ерниково-сфагновой разности на плоских, плохо дренированных участках тундры. Обские лемминги избегают обширных осоковых болот с избыточным увлажнением, развивающихся вокруг тундровых озер и на бессточных водораздельных плато («гине» по-ненецки). Повидимому, здесь пеструшки не находят достаточно благоприятных условий для рытья нор и устройства гнезд.

Осоково-кочковатые болота с ерником и развитием торфяных участков охотно заселяются обским (а также и копытным) леммингом. Так же совместно встречаются оба эти вида в торфяно-плоскобугристых болотах на бессточных водоразделах, и на понижениямиях по склонам. Торфяныебодо 50—70 см высоты, с очертаниями овала, площадью в 15—20 м²,м расположенные среди осоковых мочажин, обеспечивают леммингов сухими убежищами и дают возможность устраивать норы.

Характерные черты местообитаний обского лемминга: присутствие его основных кормов — осок, пушницы, ерника; наличие удобных мест для устройства подземных нор или гнезд в кочках (сухие торфяные бугры,

с
фагновые и моховые подушки) и укрытий в виде кустарников. Значительная увлажненность и заболоченность не препятствуют поселению леммингов, если поблизости имеются сухие участки, пригодные для рытья нор.

В отношении приуроченности обских леммингов к более северным или южным районам тундры в литературе утвердилось мнение, что этот лемминг встречается на севере реже и проникает на юг дальше, чем копытный.

Так, С. П. Наумов (1931) описывает обского лемминга как характерного обитателя типичной тундры (Гыданский п-ов), редко выходящего в арктическую тундру, но проникающего на юг до южной лесотундры, где копытный лемминг уже не встречается.

А. Н. Дубровский (1937) сообщает, что обский лемминг встречается на южном острове Новой Земли чаще, чем копытный, и, по предположению С. К. Красовского, понемногу вытесняет этот вид по мере развития на острове растительности.

Стремление считать обского лемминга менее «северным» видом, чем копытный, обусловлено укоренившимся представлением о большей приспособленности копытной пеструшки к условиям Севера (побеление меха, отрастание зимних копытец) и неверными представлениями о его стационарном распределении.

Вместе с тем непосредственные наблюдения ряда авторов и эксперименты, проведенные А. Н. Тюлиным, показывают, что обский лемминг лучше приспособлен к суровым условиям обитания, чем копытный. В его норах часто стоит вода, кормовые дорожки нередко идут по затопленным участкам. Морфо-физиологические приспособления к этим условиям — плохая смачиваемость шерсти и более совершенная, чем у копытного лемминга, терморегуляция при охлаждении (Тюлин, 1940).

Фактический материал по широтному распространению обского лемминга на Ямале довольно велик.

Так, Б. М. Житков (1913) нашел очень много обских леммингов у Шараповых Кошек на 71° с. ш. Он пишет: «Близ устья Морды (70° 20') лемминги были еще многочисленны, далее к югу и внутрь полуострова их было гораздо меньше, но все же попадались они нередко. Позже, южнее Юрибея, их встречали уже только изредка».

Л. М. Цецевинский (1940), работавший на Ямале в 1932—1934 гг., считает обского лемминга основным обитателем арктической тундры (71° 31'), обеспечивающим существование здесь песца.

Значительное преобладание обского лемминга над копытным севернее 72° с. ш. констатировал А. Н. Тюлин, добывший в районе мыса Дровяного 612 обских леммингов и всего 66 копытных (1939—1940 гг.). Тот же автор (Тюлин, 1938) отмечает обилие обского лемминга на о-ве Белом в 1934—1935 гг. и полное отсутствие там в это время копытного лемминга.

Материалы по питанию песца Северного Ямала за пять зимних сезонов показывают постоянное преобладание здесь обского лемминга.[1]

По мере продвижения к югу численное преобладание обского лемминга уменьшается, и в южной части полуострова преобладающим видом оказывается копытный лемминг.

Наши материалы по отлову пеструшек в различных частях полуострова таковы (табл. 1):

[1] Подробнее см. статью Т. Н. Дунаевой и В. И. Осмоловской «Материалы по питанию песца Ямала», помещенную в настоящем сборнике.

Таблица 1

Подзоны тундры	Время отлова	Место отлова	Добыто леммингов		
			обских	копытных	% обских
Типичная тундра	Июнь 1942 г.	Левобережье и правобережье нижнего течения Юрибея, 69° с. ш.	80	60	57.1
Южная тундра	Июль — сентябрь 1942 г.	От озера Ярро-то до оз. Ямбу-то, 68°40′ с. ш.	266	179	59.1
Граница северной лесотундры и южной тундры	Июль — сентябрь 1941 г.	Реки Щучья, Хе-яха, 67°30′ с. ш.	18	235	7.0

Рассматривая более подробно наши материалы, мы установили, что распределение леммингов на обследованной территории чрезвычайно мозаично. В некоторых участках преобладает обский лемминг; например, у фактории Тарка-сале с 1 по 8/IX 1942 г. отловлено 37 обских и пять копытных леммингов, а с 8 по 11/IX 1942 г. на южном берегу оз. Ярро-то (Тир-седе, верховья р. Ягоды-яхи, в 60 км от Тарка-сале) мы поймали три обских и 19 копытных леммингов.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что обский лемминг был многочисленнее копытного на главном водоразделе Ямала (Нар-ме), где было поймано с 1 по 28/VIII 139 обских и 63 копытных лемминга. Местность здесь высокая, с обилием холмов, покрытых лишайниковой тундрой, с крутыми склонами.

В понижениях между холмами развиваются различные типы моховых тундр, охотно заселяемые обоими видами пеструшек. Мозаичность распределения растительности отражается и на распределении по территории леммингов. Даже в районах значительного преобладания обской пеструшки (например, Нар-ме) были участки, в которых за дневную экскурсию мы отлавливали больше копытных леммингов, чем обских.

Следует учитывать также, что количественные отношения видов грызунов на одной и той же территории могут изменяться в разные годы. Особенно это относится к участкам, где по условиям рельефа и распределения растительности виды живут рядом, не имея существенных преимуществ.

В некоторых случаях может проявляться и вытеснение одного вида другим. По нашим наблюдениям, обский лемминг, хотя и менее крупный, чем копытный, вытесняет последнего из тех участков, где они встречаются вместе. На Южном Ямале (р. Щучья), при малой численности обского лемминга, копытный заселял преимущественно низинную тундру среднего увлажнения, встречаясь в участках с богатым развитием зеленой растительности. Летом 1942 г. в южной и типичной тундрах местами доминирующим видом был обский лемминг. В этих участках копытный лемминг придерживался более сухих стаций, а низинные участки были заняты обским. Но в ряде случаев оба вида жили в непосредственной близости, нередко поочередно попадаясь в одну и ту же ловчую яму или капканчик.

Обзор биологии по сезонам

Зима. Зимняя биология мелких грызунов, скрывающихся на долгие месяцы под снегом, почти недоступна для непосредственных наблюдений. Особенно это относится к области тундры, где в течение продолжительной зимы на плотном снежном покрове редко удается заметить даже следы деятельности мелких зверьков. Восстанавливая картину зимнего образа жизни леммингов, мы использовали главным образом осенние наблюдения над их приготовлением к зиме и ранневесенние.

Изучение распределения по тундре зимних гнезд пеструшек, трупиков погибших в них зверьков и вытаявших из-под снега следов зимней деятельности, а также исследование песцовых желудков, наполненных остатками грызунов, и анализ популяции в ранневесеннее время дают возможность сделать некоторые выводы о зимней биологии обского лемминга. Значительных сезонных перемещений этот лемминг не предпринимает обитая весь год в заболоченных участках тундры, поросших мелким ивняком, ерником, осоками и пушицами.

Уже в сентябре можно заметить тяготение обского лемминга к участкам с пониженным или изрезанным рельефом, и в это время единичные особи, выселившиеся летом на открытые участки тундры или живущие на вершинах склонов, спускаются к берегам озер или переселяются под защиту торфяных бугров, возвышающихся на ровных болотистых пространствах.

Передвижения эти не имеют массового характера, и редкие цепочки следов, заметные на рано выпавшем снегу, не идут дальше 200—300 м. Основная масса зверьков остается в типичных летних местообитаниях и даже не покидает летних нор.

В зимние месяцы обский лемминг мало выходит на поверхность снега, и подснежные ходы его редко имеют отдушины.

Некоторые исследователи отмечают значительное оживление леммингов и выход их на поверхность снега с появлением солнца в марте. По нашим наблюдениям, до середины мая обские лемминги придерживаются заснеженных участков тундры, продолжая кормиться в подснежных ходах и используя зимне гнезда.

Приуроченность леммингов зимой к различным элементам рельефа и растительным ассоциациям тундры можно установить по зимним гнездам, вытаивающим весной из-под снега.

Распределение этих гнезд и следов зимней деятельности обского лемминга показывает тесную привязанность зверьков к участкам, наименее подвергающимся действию ветра. Гнезда обычно устроены там, где рано устанавливается постоянный снежный покров и снег не переметается ветром с места на место.

В открытой, лишайниковой с ерником тундре зимних гнезд обского лемминга (да и других полевок) мы не находили. Снежный покров здесь очень неустойчив, постоянно переметается ветром, и высота его не превышает 10 см, а чаще всего ограничивается 2—3 см, так что устройство подснежных гнезд здесь практически невозможно. В мохово-ерниковой тундре, расположенной на вершинах увалов и на пологих склонах, гнезда обского лемминга встречаются не часто.

Наиболее заселены зимой участки мохово-ерниковой кочкарной тундры в понижениях между холмами, в озерных котловинах. Здесь накопляются глубокие пласты снега, совершенно скрывающие низкорослые кустики ивняка и ерника.

Защищенный от действия ветра снег задерживается здесь с первых же дней зимы (начало октября) и позже достигает мощности в 60—70 см, а среди ивняков бывает еще выше.

Значительное количество зимних гнезд и самих обских леммингов мы находили весной в осоковых болотах с торфяными буграми и грядами. Гнезда располагались в понижениях между грядами, на ровных местах и реже на склонах бугров.

Зимние гнезда обский лемминг устраивает в толще снега из стеблей и листьев пушицы и осок. Гнезда представляют шарообразные сооружения, обычно закрытые сверху, с боковым входом. Размеры по диаметру достигают 20—30 см, по высоте —15—20 см. Толщина дна превышает 10 см. Гнезда лежат в толще снега, на глубине 40—50 см, несколько выше поверхности земли.

От гнезд копытной пеструшки гнезда обской отличаются более уплощенной формой, грубым материалом (толстые стебли, широкие, нераструшенные листья) и меньшей аккуратностью постройки. Изредка встречаются гнезда, открытые сверху.

Повидимому, не все особи зимуют в подобных гнездах, но часть зверьков и зимой пользуется естественными убежищами под кочками, между корнями кустарников и т. д., устраивая и здесь теплые травянистые гнезда.

Вероятно, что в каждом подснежном гнезде обитает несколько леммингов. Так, например, 30/V в небольшой озерной котловине в течение одного часа было поймано (с помощью собаки) 18 взрослых пеструшек, а зимних гнезд найдено всего три. Возможно, что часть гнезд находилась еще под снегом, сохранившимся отдельными пятнами. В зимних гнездах мы неоднократно отмечали остатки погибших леммингов по 2—3 вместе. Кроме того, осенью взрослые лемминги часто попадались в норах не поодиночке, как летом, а по два вместе.

Совместное пребывание нескольких зверьков в одном гнезде позволяет поддерживать в нем более высокую температуру, что надо рассматривать как одно из приспособлений, защищающих от суровых зимних условий.

Подснежные травянистые гнезда используются леммингами для рождения и выкармливания детенышей в зимний период. Как правило, гнезда с молодыми пеструшками расположены в низинах с хорошо развитой растительностью, преимущественно осоками. Наиболее типично нахождение их на краю озер в прибрежных зарослях осоки.

Такая приуроченность зависит, повидимому, от характера зимнего питания обского лемминга. Кормовой рацион обского лемминга в зимнее время составляет небольшое число растений. Нам приходилось отмечать на его кормовых столиках остатки стеблей осок и пушиц, веточки ерника, ивы и багульника, причем наиболее обычны остатки осок и пушиц. Большинство желудков леммингов, добытых в зимнее время песцом, было наполнено зеленой растительной массой. Непосредственные наблюдения также показали, что в зимнее время обский лемминг в большинстве случаев продолжает кормиться зелеными частями растений. В низинах и особенно по берегам озер, благодаря естественной консервации холодом, во множестве сохраняются зеленеющие нижние части стеблей осок (верхушки желтеют в конце августа) и образовавшиеся с осени молодые ростки (Темнов, 1939; Глинка, 1939; Аврамчик, 1939б). [2] Лемминги кормятся ими зимой, подстригая значительные площади осоковых зарослей.

[2] По данным Н. И. Темнова (1939), у пушицы сохраняется в зеленом состоянии около 50% листьев и, повидимому, имеет место подснежное размножение луковичками. У осок также сохраняется значительное количество зелени — до 20% от лет-

Таким образом, зимнее питание не имеет существенных отличий от летнего, когда излюбленную пищу леммингов составляют зеленые стебли и корневища осок.

Мы находили молодых обских леммингов в песцовых желудках в ноябре, декабре, январе, феврале, марте и апреле. Более редкие выводки копытного лемминга зарегистрированы в позднезимние месяцы — март, апрель. В мае и начале июня мы находили молодых леммингов обоих видов месячного и полуторамесячного возраста, что указывает на наличие позднезимних пометов (в марте, апреле).

Данные о числе детенышей в зимних пометах невелики, и мы можем лишь констатировать нахождение выводков с числом молодых леммингов от двух до семи.

От интенсивности подснежного размножения зависят обилие и состав весенней популяции леммингов, и им в значительной мере определяется дальнейшее нарастание численности этих грызунов.

В е с н а. Первые признаки ранней весны — обтаивание вершин холмов и пригорков, оседание и намокание снега — появляются на широте 68—69° в начале мая. На жизни обских леммингов эти первые проявления весны сказываются мало. Зверьки попрежнему живут и кормятся под снегом. В конце мая — начале июня начинается интенсивное таяние снега на обогреваемых солнцем склонах и в высокой тундре. Талая вода, не просачиваясь в мерзлую еще землю, стекает в низины, где пропитывает снег. В течение 2—3 дней (24—27/V 1942 г.) снег низинных участков, в которых накопляется вода, превращается в мокрое месиво. Не просачиваясь в мерзлую почву, вода заполняет углубления между неровностями почвы или сплошь заливает низкие плоские котловины.

В подобных участках зимует много обских леммингов, попадающих весной в критическое положение. В период появления подснежной воды и последующего таяния снега лемминги выселяются из зимних подмокающих гнезд и концентрируются в местах с повышенным рельефом. Часть их находит себе убежища в пластах снега, надолго сохраняющихся в затененных участках, другие используют неровности почвы, густые поросли трав и переплетающиеся ветки ивняков и ерников.

Приведу выдержку из дневника, описывающую весенние условия обитания обского лемминга.

«30 мая 1942 г. Ясная солнечная ночь со слабым южным ветром. Температура воздуха 2°.

На низком перешейке между двумя озерами, лежащими в одной котловине, натолкнулась на обилие обских леммингов.

В низине снег почти весь растаял, лежит лишь в понижениях, канавках и кое-где в кустарниках ивняка. Участки с осоками уже совсем без снега и покрыты водой на 5—7 см. Поверх воды местами лежат пласты прошлогодней ветоши — сухие листья и стебли осок. Везде на таких участках идут поверхностные дорожки и ходы, прогрызенные в ветоши.

Возле осоковых мочажин — моховые кочки, поросшие ерником и ивняком, также обтаявшие. Здесь вода не задержалась; в промерзшем сфагнуме хорошо сохранились ходы леммингов. Кое-где у входов ледяные пробки, а в глубоких ходах стоит вода. Лемминги находят убежище в коротких ходах под корнями кустарников и просто в углублениях сбоку кочек. В норах гнезд нет. Зимние гнезда в осоковых мочажинах залиты водой. В пластах снега у кустов ивняка гнезда еще сухие.

Кормятся лемминги зелеными стеблями осок, во множестве зеленеющими среди старой ветоши. Бегают по дорожкам, даже залитым водой. Изредка встречаются погрызы ерника и ивняка.

него запаса (Аврамчик, 1939б) и на корневищах образуются зимующие почки, закрытые старыми листьями.

Температура в ходах леммингов — 1, 0 и + 1°. Часть леммингов из этой низины выселялась на близ расположенные холмы».

Несколько иную картину представляют весной заселенные обским леммингом участки на пологих склонах тундры.

В последних числах мая такие склоны, даже при южной экспозиции, еще сохраняют кое-где снег. На участках с мохово-ерниковой тундрой подолгу стоит вода, не просачивающаяся в мерзлую почву.

Под мало теплопроводным слоем мха почва оттаивает всего на 2—3 см (конец мая — начало июня). Моховой слой и оттаивающая под ним земля очень сыры: в углублениях между неровностями почвы стоит вода, заливающая норы грызунов.

Незначительные повышения микрорельефа не дают убежища грызунам, так как глинистые почвы при оттаивании образуют липкое месиво и рытье в них невозможно.

Оптимальные условия обитания в весенний период представляют участки тундры с большими торфяными буграми — так называемые «грядовые болота».

В зимнее время лемминги устраивают свои подснежные гнезда в осоковых понижениях с глубоким и ровным снежным покровом. Когда в понижениях между буграми появляется вода и начинают подмокать гнезда, лемминги перебираются на торфяные увалы (до 70—100 см высоты) и занимают старые, прошлогодние летние норы. Торф очень сильно нагревается солнцем, поэтому обтаивание и высыхание торфяных бугров происходят быстро. Вода не задерживается в ходах, и ледяные пробки образуются лишь в глубине норы.

В подобных местах мы находили много обских пеструшек. Они кормились осокой у мочажин, а от преследования скрывались в торфяных ходах на увалах, поросших багульником и морошкой.

Много обских леммингов перезимовывает и держится весной по берегам речек и ручьев. Здесь зимние гнезда долго сохраняются под мощным пластом снега на береговых склонах, а кормиться лемминги выходят в приречные кустарники ивняка.

Большое разнообразие рельефа тундры, пестрота распределения различных типов растительности на небольших участках обеспечивают леммингам подыскание подходящих условий обитания в весеннее время. Нам не приходилось видеть больших перекочевок леммингов, на что указывают, например, А. Н. Тюлин (1938), С. В. Шибанов и др.; наоборот, мы отмечали, что почти всюду лемминги находят подходящие условия, пользуясь разнообразием микрорельефа на небольшой площади.

Все же весенний период является для леммингов критическим, и смертность их в это время увеличивается.

Сами по себе весенние метеорологические условия неблагоприятны для животных с несовершенной терморегуляцией, какими являются все полевки. Обилие воды, почти неизбежное намокание при поисках корма, резкая смена температур при отсутствии постоянных теплых и сухих убежищ могут вызвать значительный отход леммингов. Гибели взрослых зверьков мы не наблюдали, но погибших весной молодых находили нередко. Так, например, 6/VI 1942 г. при переходе в 20—25 км найдено шесть трупиков молодых обских леммингов, погибших в возрасте 20—30 дней. Большинство трупов найдено в участках с мокрым, пропитанным водой снегом.

В весенний период повышается смертность обского лемминга от хищников. Постоянных убежищ у леммингов в это время нет. Зимние гнезда

подмокают, норы закрыты ледяными пробками или залиты водой. Сеть поверхностных дорожек также становится менее доступной, так как залита водой и частично разрушена. Часто можно наблюдать, как зверек, убегая от преследований собаки, мечется от одной кочки к другой и нередко забегает в отверстие или углубление настолько небольшое, что снаружи остается половина туловища. Иногда лемминги пытались зарыться в землю, но безуспешно, так как оттаявший слой не превышал 6—10 см.

Концентрация леммингов на некоторых участках с наиболее благоприятными условиями весеннего обитания делает их заметными и привлекает к этим участкам хищников. Канюки и поморники весной держатся у заселенных леммингами участков и устраивают поблизости свои гнезда.

Летом 1939 г., при незначительной плотности грызунов в тундре Южного Ямала, мы заметили, что гнезда канюков встречались только на участках, населенных леммингами.

В весенний период размножение у обских леммингов прерывается (так же, как и у других тундровых полевок). Начало этого перерыва приходится на первые числа мая, а с первой декады июня снова появляются беременные самки (подробнее размножение обских леммингов описано в специальной главе).

Пища обского лемминга весной так же не отличается разнообразием, как и в другие сезоны. Основу составляют зеленые части осок, изредка можно найти поеденные веточки ерника или ивняка. В мае — начале июня мы довольно часто находили погрызенные леммингами веточки багульника.

Молодые листочки ерника поедаются пеструшками в большом количестве. Так, например, 4/VII на дорожках у норы обского лемминга в дерновинно-пушицевой с ерником тундре найдены следующие остатки растений, погрызенных леммингом:

Ерник	21 встреча
Осока	11 встреч
Морошка (листья) . . .	2 встречи
Ивняк	4 »
Брусника	1 встреча

Осоковые мочажины, посещаемые этим грызуном, уже в конце мая покрыты молодой щеткой осок, пробивающейся через прошлогоднюю ветошь.

Мы не видели, чтобы лемминги поедали старые стебли осок,[3] но, добираясь до молодой зелени, они разгрызают и разбрасывают слежавшийся слой ветоши и облегчают этим рост новых побегов. Значительные участки осоковых пятен бывают освобождены леммингами от ветоши, а молодая поросль на них подстрижена кормящимися зверьками.

Лето (вторая половина июля — август). Во второй половине июля тундра заметно подсыхает и принимает летний вид. Кустарники ерника и ивняка покрываются листьями, побуревшие прошлогодние стебли осок в низинах скрываются под густым ковром новой зелени.

Исчезают лужицы талой воды и просыхает почва на повышениях тундры. В низинах устанавливается постоянный уровень мочажин и ручьи

[3] Указание на поедание старой ветоши леммингами делает М. Н. Аврамчик.

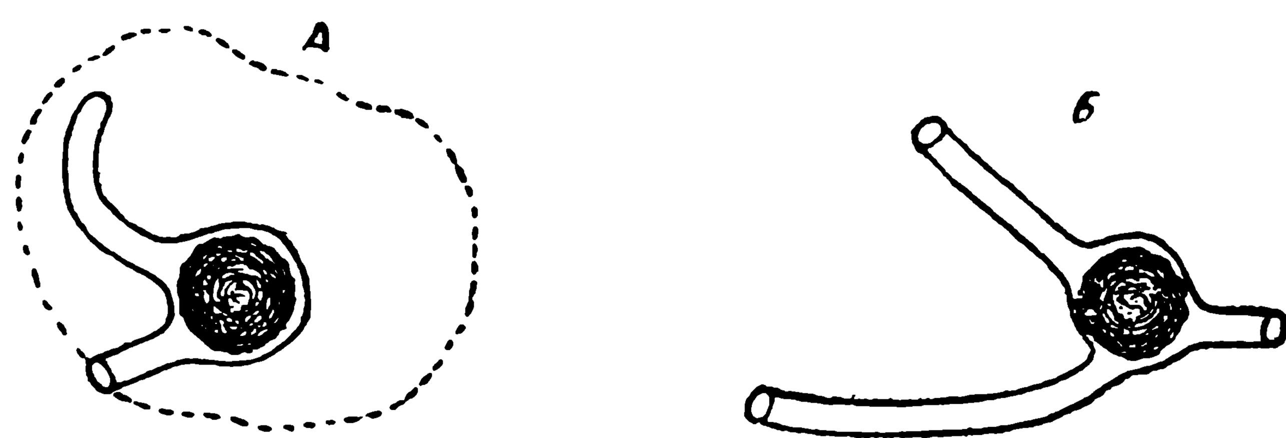
входят в берега. Кое-где по ущельям и речным оврагам сохраняется еще плотный, потемневший снег, а рядом уже целые поля покрывает белоснежным ковром зацветающая пушица.

«Мышиное» население тундры занимает свои обычные местообитания, заселяет летние норы, интенсивно размножается.

Обский лемминг попрежнему придерживается сырых, заболоченных участков, но в годы большой численности шире распространяется по тундре, выходя из узких «стаций переживания». Летом этого лемминга можно встретить на небольших увлажненных участках, вкрапленных в сухую водораздельную тундру; чаще попадаются расселяющиеся особи по крутым берегам озер и ручьев. Непременная особенность местообитаний обского лемминга — их значительная влажность и неизменное присутствие осок, являющихся доминирующим кормом во все сезоны года.

Летние норы обского лемминга обычно не сложны. Даже самки с выводками довольствуются небольшой норой с 1—2 выходами.

В мохово-ерниковой тундре, где деятельный слой почвы не превышает 18—20 см и рытье нор почти невозможно, лемминги устраивают убежища в углублениях под кочками или прогрызают ходы в сфагновых подушках (фиг. 1).



Фиг. 1. Норы обского лемминга
А — гнездовая кора в моховой кочке; *Б* — гнездовая кора в торфяном бугре, Масштаб 10 см.

Более сложные норы можно встретить в торфяных буграх, где условия грунта позволяют прокапывать довольно глубокие и длинные ходы. Здесь норы нередко имеют 3—4 выхода (реже больше), открывающиеся по сторонам торфяного увальчика. Изредка норы располагаются в два яруса. Ходы обского лемминга очень широки, 5—7 см в диаметре. Гнездовая камера одна, в отнорках и у входа в нору скопляется много экскрементов.

Гнездá из травы в норах у холостых самок, молодняка и самцов обычно нет, и небольшое расширение — камера почти не имеет подстилки. Эта особенность обского лемминга, отличающая его от копытного, повидимому связана с его более совершенной терморегуляцией (Тюлин, 1940).

В участках с обилием ерника и багульника лемминги используют трещины и пустоты между корнями, прокапывая короткие соединительные ходы.

Раскапывание и добывание их здесь очень затруднено сложным сплетением корней и глубокими трещинами почвы, куда скрываются пеструшки.

В местах обитания зверьков проложены хорошо заметные широкие дорожки, по которым лемминги передвигаются во время кормежки. Следует отметить, что поверхностные дорожки возле нор обычно мало проторены и менее заметны, чем на местах кормления. Это связано с тем, что обский лемминг меньше привязан к норе, чем другие полевки (например, узкочерепная и полевка Миддендорфа), и чаще скрывается в случайные убежища, чем в нору.

Там же, где этот крупный, грузный зверек передвигается в поисках корма и подолгу топчется на одном месте, обгрызая стебли осок, на мягкой, сырой почве остаются широкие дорожки с лежащими кое-где остатками пищи.

Прожорливость обского лемминга необычайна. Зверьки выходят кормиться через каждые два часа, и днем и ночью, несколько уменьшая свою деятельность в начале ночи.

Продолжительность пребывания на поверхности во время каждой кормежки составляет от 10 до 20 минут.

При содержании леммингов в клетке мы выяснили количество корма, нужное зверьку в сутки, и предпочитаемые им кормовые растения.

Оказалось, что лемминги питаются в основном осоками (*Carex*) и пушицей (*Eriophorum vaginatum*). Все другие растения (ивы, ерник, гонобобель, хвощ, морошка и т. д.) при наличии в рационе[4] осок или пушицы лемминги не поедали. Лишайники и мхи они совершенно не употребляли в пищу, а пользовались ими только для устройства гнезда. При отсутствии осок поедали ерник, хвощ, гонобобель, листья морошки, веточки багульника, но при такой пище жили не более 2—3 дней и погибали (при вскрытии желудок обычно оказывался пустым).

Охотно ели морошку, поедая сразу 3—4 ягоды.

За сутки лемминг весом в 52 г съедал 110—130 г осоки и пушицы, предпочитая осоку.

Самой излюбленной пищей оказались корневища осок и беловатые, скрытые под землей части их стеблей; менее предпочитаемы зеленые части осоки. У пушицы лемминги съедали только корневища (при избытке корма).

Подобная стенофагия редко встречается у полевок и является, повидимому, отпечатком, который наложили суровые условия тундры на этого типичного ее обитателя.

Краткость вегетационного периода большинства тундровых растений делает их эфемерами для питающихся ими животных. Но осоки зеленеют в течение всех сезонов года и, вероятно, содержат необходимые кормовые вещества и витамины, обеспечивающие нормальное питание и даже размножение обских леммингов в условиях полярной ночи.

О с е н ь. В середине августа заканчивается короткое тундровое лето. Растения уже не вегетируют; созревают ягоды, желтеют, краснеют листья ивы, ерника, гонобобеля и толокнянки. Тундра заметно мокнет от частых дождей, резко падает температура воздуха; по ночам, уже темным, обычно бывают заморозки. В массе появляются грибы.

В годы высокой численности обские лемминги к осени довольно широко расселяются по тундре, занимая разнообразные участки и нередко встречаясь с другими грызунами — копытным леммингом и узкочерепной полевкой — в типичных для последних, менее влажных стациях.

Основная масса обских пеструшек осенью обитает в тех же участках, где проводит и зиму: отдельные зверьки, выселившиеся в менее подходящие открытые стации, совершают небольшие передвижения, спускаясь на нижние части склонов, к берегам озер и мочажинам.

Характер убежищ осенью не меняется; лемминги попрежнему часто пользуются случайным углублением почвы, прячутся под кочками. Постоянные норы в торфяных увалах и между корнями ерника в торфянокочкарной тундре никак не утепляются и не расширяются.

В питании также нет существенных изменений, и только появившиеся ягоды несколько разнообразят однотипный рацион этого лемминга.

---

[4] Мы давали растения в различных комбинациях, связав каждый вид в отдельный пучок и определяя поедаемость на вес или просто на-глаз. Зверьки жили в клетках, в условиях естественных температур тундры.

Запасов кормов лемминг не делает.

Размножение прекращается в начале или конце августа, что связано, повидимому, с резким похолоданием, наступающим в этом месяце.

В первых числах октября выпадает снег, покрывающий низинки неглубоким слоем в 4—5 см. Почва под снегом промерзает, но соединение верхнего замерзшего слоя с вечной мерзлотой наблюдается (в районе Салехарда) только в середине декабря. Торфяные кочки в октябре промерзают на 5—7 см, мокрый сфагнум — на 12—20 см. При этом ходы пеструшек хорошо сохраняются, и зверьки пользуются ими, пока снежный покров не достигнет значительной толщины, а может быть даже и в течение всей зимы.

Биология размножения обского лемминга

Работая в тундре Ямала ряд лет (1938, 1939 и 1941 гг.), мы только летом 1942 г. встретили обского лемминга в значительном количестве и смогли провести подробные наблюдения над его биологией. С мая по октябрь этого года нами добыто 328 обских леммингов и путем взвешивания, промеров и вскрытия отловленных особей получены данные о размножении и поло-возрастном составе популяции.

Относительно продолжительности беременности мы не располагаем точными наблюдениями, так как не имели случаев длительного содержания и разведения этих леммингов. Вероятно, беременность длится 18 дней, так же как у копытного лемминга.

Вес новорожденных обских леммингов 3.4—4.0 г (тот же, что у копытных); длина тела 32—40 мм.

Как у всех полевок, новорожденные лемминги голые, слепые, без зубов. Ушные раковины прижаты к голове и скрыты под кожей. Пальцы на передних и задних лапах соединены в общую пластинку. Коготь большого пальца уплощен, как у взрослых леммингов. В сроках прозревания, прорезывания зубов и опушения никаких существенных отклонений от сроков, обычных для всех полевок, у этого лемминга нет.

На 14—15-й день прозревшие молодые лемминги переходят на питание зеленым кормом, продолжая питаться молоком до 18—22-го дня. Наименьший вес лемминга, пойманного вне норы, был 10 г, длина тела 70 мм, в желудке — только зелень. Переход к самостоятельному питанию обычно вызывает падение веса молодых зверьков.

Число детенышей в помете довольно велико, но сильно варьирует. Летом 1941 г. были зарегистрированы выводки в 3, 5, 6 и 7 детенышей. В 1942 г. среднее число детенышей (по 94 выводкам) составило 6.5. Наибольший выводок имеют старые самки (senex) — 8.2 детеныша; самки subadultus приносят меньше детенышей — в среднем 4.5 (табл. 2).

У старых самок, приносящих второй помет вскоре после первого, детенышей бывает меньше (6.7 вместо 8.2).

В течение летних месяцев часть самок приносит два помета. Так, по данным 1942 г. (с июня по сентябрь) 24% взрослых самок принесли по два помета (18 самок из 75), 76.0% самок имели всего по одному помету, и только у одной самки зарегистрирован третий выводок (число выводков определяют по пятнам на матке).

Из табл. 3 видно, что подавляющее большинство взрослых самок в июне и июле имеет по одному выводку. Только в августе встречаются самки, принесшие два помета и, очень редко, три. Всего за весь период весенне-

Таблица 2

Величина пометов у обского лемминга

Самки	Число детенышей													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Среднее
Subadultus	—	2	1	6	3	4	1	—	—	—	—	—	—	4.5
Adultus	—	1	—	1	9	4	6	3	—	—	—	—	—	5.8
Senex, I помет	—	—	1	5	5	6	13	5	9	4	3	1	1	8.2
Senex, II помет	—	—	—	2	4	3	1	2	5	—	—	—	—	6.7

летнего размножения менее 30% взрослых самок приносит по два помета. Молодые самки рожают в первое лето своей жизни только один раз.

Таблица 3

Число пометов у обских леммингов летом 1942 г.

Месяцы	Всего самок	С одним выводком	С двумя выводками	С тремя выводками
Июнь	31	20	3	—
Июль	19	16	2	—
Август	25	11	12	1

Среди самок рождения этого года приняло участие в размножении 65.8% (23 из 35), причем только одна самка принесла два помета.

Так как продолжительность жизни леммингов редко превышает 12—15 месяцев (в августе старые, перезимовавшие особи уже отсутствуют в популяции), то общее число пометов у самки за всю жизнь равно 3—4, принимая во внимание зимнее размножение, вряд ли дающее более одного выводка на самку в зиму.

Сезоны размножения Л. М. Цецевинский (1940) был первым автором, отметившим размножение обских леммингов в зимние месяцы. Он нашел молодых леммингов (juvenis) в желудках пяти песцов, добытых на Северном Ямале в 1932—1933 и 1933—1934 гг.

В 1938 г. В. В. Кучерук и я обнаружили много молодых обских леммингов в желудках песцов, добытых на территории Ямальского п-ова в зимний сезон 1936/37 г. (Кучерук, 1940).

С. Д. Перелешин, просматривавший ранее этот материал, также отметил обилие молодых зверьков, проглоченных песцами.

С. В. Шибанов поймал беременную самку обского лемминга 24/III 1939 г. на Гыданском п-ове. Самка имела трех эмбрионов, готовых к рождению.

А. Н. Тюлин (1940) находил беременных самок этого вида в зиму 1939/40 г. на Северном Ямале.

В желудках песцов, добытых на Северном Ямале в зимы 1939/40 и 1940/41 гг., автор и В. И. Осмоловская обнаружили остатки и целые трупики молоды обских леммингов.

А. И. Гизенко поймал 17/IV 1939 г. на Западном Таймыре самку с семью эмбрионами. В феврале того же года им пойман молодой самец весом в 33.5 г с длиной тела 90 мм.

В марте и апреле добыты молодые зверьки (25.4 г—91 мм, 37.7 г — 93.5 мм, 34.2 г — 92 мм) в возрасте 1.5—2 месяцев, что относит время их рождения на январь-февраль.

Известны случаи очень затянувшегося размножения норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.), когда зверьки размножались в октябре и ноябре, так что в декабре попадались совсем маленькие детеныши (Kalela, 1941).

Остатки молодых обских леммингов в желудках песцов мы обнаруживали во все зимние месяцы (табл. 4).

Таблица 4

Находки молодых обских леммингов в желудках песцов по месяцам *

	XI	XII	I	II	III	IV	Всего
Число песцовых желудков с молодыми леммингами	3	1	6	7	6	8	31
Число молодых леммингов	5	1	10	14	11	13	54

Заметно некоторое повышение находок молодых леммингов во вторую половину зимы.

Число молодых леммингов в одном песцовом желудке обычно равнялось одному, реже двум. Иногда встречались 3—4 зверька в одном желудке, редко 5—6. В одном случае мы обнаружили 10 голых детенышей, и однажды была найдена беременная самка.

Таблица 5

Число молодых обских леммингов в одном желудке песца

Число детенышей в одном желудке .	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Число случаев	21	10	6	5	1	1	—	1	—	1

В некоторых случаях молодые зверьки из одного желудка были разного возраста. Так, из шести детенышей, найденных вместе, пять было голых и один в ювенальной шерсти; из четырех детенышей — два голых и два в шерсти, в другом случае три голых и один в шерсти.

Из восьми леммингов, найденных в одном желудке, семь были 1—2-дневного возраста и один 6—8-дневного.

Следовательно, песцу не удается поймать целиком весь выводок, находящийся в подснежном гнезде, так как даже слепые еще зверьки в возрасте 8—10 дней хорошо ползают и выбираются из гнезда, пока хищ-

* Кроме того, нами было просмотрено еще 50 желудков песцов, добытых в сезон 1936/37 г. на Северном Ямале и не имевших указаний о месяце добычи. В 19 желудках найдены молодые обские лемминги, новорожденные и в ювенальной шерсти. Всего обнаружено 42 детеныша. Повидимому, эти песцы были добыты в конце марта 1937 г.

ник раскапывает снег. Большинство находок нескольких молодых вместе относится к неопушенным детенышам.

Вероятно, в зимние месяцы размножаются не все особи и зимнее размножение не одинаково в различные годы. Интенсивное подснежное размножение обычно предшествует лету с большим числом леммингов.

Массовому появлению обского лемминга летом 1937 г. предшествовало интенсивное размножение в зиму 1936/37 г. Среди обнаруженных в песцовых желудках остатков 195 обских леммингов 72 (36.8%) принадлежали молодняку.

В следующий зимний сезон (1937/38 г.) подснежного размножения у леммингов обнаружено не было. В просмотренных песцовых желудках (36 экземпляров) мы не нашли ни одного молодого лемминга.

Летом 1938 г. численность леммингов в тундре была минимальной. За четыре месяца работы в тундре мы смогли добыть всего двух обских леммингов.

Та же зависимость подтверждается данными зимних наблюдений 1939/40 и 1941/42 гг. При малом количестве молодняка леммингов в зимний сезон 1939/40 г. (12.0%) наблюдалась низкая численность леммингов следующим летом. Повышение числа зимних находок молодых леммингов в песцовых желудках сопровождается увеличением численности пеструшек. В зиму 1940/41 г. в песцовых желудках молодняк леммингов составлял 26.1%, и лето 1941 г. дало повышение числа взрослых особей.

Таким образом, мы видим, что зимнее размножение обских леммингов в некоторые годы проходит со значительной интенсивностью и оказывает решающее влияние на состояние популяции.

Несомненно, способность обского лемминга к интенсивному подснежному размножению — адаптивный признак, позволяющий этому виду достигать значительной численности, компенсируя непродолжительность периода летнего размножения (Кучерук, 1940).

Интересно, что в некоторые годы подснежное размножение, повидимому, интенсивнее проходит в высоких широтах, нежели на юге полуострова.[5] Так, в сезон 1936/37 г. в желудках песцов из северной лесотундры (фактория Лаборовая, 67°22′ с. ш.) было обнаружено 38 взрослых обских леммингов и всего два молодых. В тот же сезон в типичной тундре (фактория Яроно, 68°10′) в песцовых желудках мы нашли остатки 40 взрослых и 14 молодых леммингов. Тогда же у песцов, добытых на Северном Ямале (фактория Тамбей-Дровяная, севернее 71° с. ш.), обнаружены остатки 35 экземпляров взрослых леммингов и 42 молодых.

Период интенсивного весенне-летнего размножения начинается в конце июня — в первых числах июля. Как уже было отмечено, более раннему наступлению массового размножения препятствуют условия весеннего таяния снегов, обилие воды в низинах, затопление и намокание подснежных гнезд. Подземные норы в это время большей частью бывают залиты водой, замерзающей в ходах и образующей ледяные пробки. В конце мая — начале июня лемминги практически лишены постоянных убежищ и довольствуются временными укрытиями.

С отсутствием убежищ связана и задержка размножения в весеннее время. Массовая беременность в 1942 г. наступила во второй половине июня, когда тундра начала подсыхать и установилась теплая погода (табл. 6 и фиг. 2).

---

[5] Возможно, что в другие годы и в южной тундре происходило интенсивное размножение, не отмеченное нами из-за недостатка материалов.

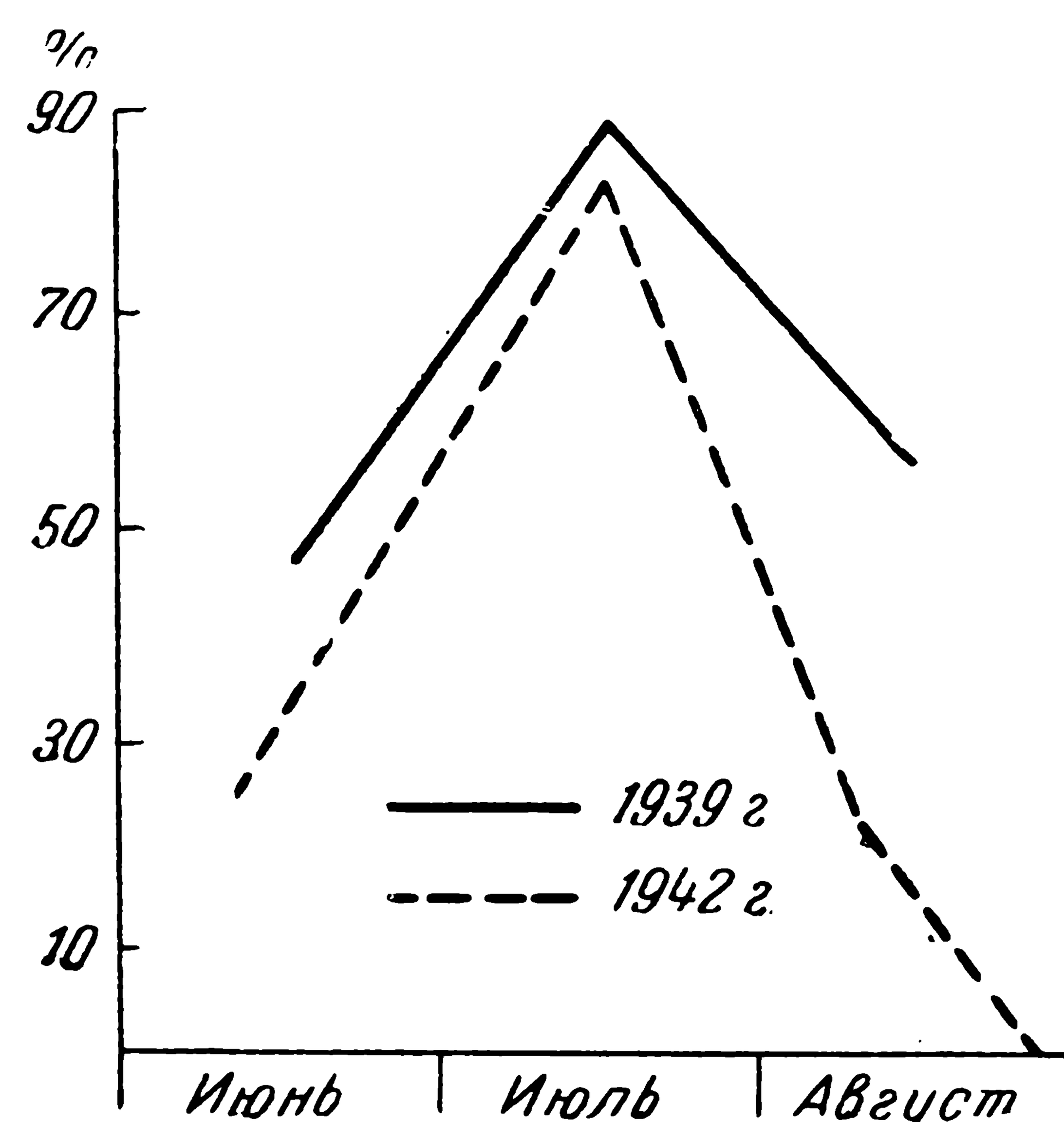
Таблица 6

Число беременных самок обского лемминга в весенне-летние сезоны 1942 г.

	Май — первая половина июня	Вторая половина июня — июль	Август
Число самок	29	32	44
% беременных	24.4	84.3	22.7

Холостые самки встречались еще в начале июня. В течение летних месяцев все взрослые самки принимали участие в размножении — были беременны или кормили детенышей.

Массовое появление молодняка на поверхности происходит в начале июля. Данные А. Н. Тюлина (1940) свидетельствуют о несколько более длительном размножении обского лемминга на Северном Ямале в 1939 г. — в июне было 46.6% беременных самок, в июле 90.7%, в августе 56.0%.



Фиг. 2. Процент беременных самок обского лемминга

В августе 1942 г. размножение прекратилось. Мы ловили беременных самок только в начале месяца; во второй половине августа они уже не попадались. Прекращение размножения в данном случае зависело от ряда причин. Ясно вырисовывалась связь с осенним похолоданием — со второй декады августа средняя температура упала до 5.6° против 15° в первой декаде. Значительно больше стало выпадать осадков, и тундра начала «мокнуть», что создало еще более неблагоприятные микроклиматические условия для обитания леммингов.

Во второй половине августа число взрослых половозрелых самцов становится ничтожным вследствие ускоренной гибели их по сравнению с самками. В то же время у них наблюдается затухание деятельности половых желез. В начале сентября нами был пойман самец свыше 80 г весом с заметно уменьшившимися семенниками и семенными пузырьками.

По данным А. Н. Тюлина (1940), в августе происходит уменьшение числа овулирующих самок.

Кроме того, прекращение размножения, повидимому, связано со сменой возрастного состава популяции. Осенью популяция на 80% состоит из молодняка рождения этого года, большей частью еще не половозрелого. Особенно это относится к самцам, которые, как нам удалось установить, не достигают половой зрелости в течение всего летнего периода. Только в начале октября среди молодых обских леммингов начали появляться самцы с развитыми семенниками и наполненными семенными пузырьками.

Резкое изменение внешних условий — понижение температуры, увеличение влажности, переход осенью на питание более грубыми, «старыми» растениями — в сочетании с задержкой полового созревания молодых особей обусловливает прекращение размножения в осенние месяцы (сентябрь — октябрь).

В дальнейшем размножение возобновляется, но, вероятно, участвуют в нем далеко не все особи популяции.

Можно предположить, что различная интенсивность подснежного размножения леммингов зависит не столько от особенностей разных зим (т. е. колебаний температуры, толщины снежного покрова и т. д.), но и от того, в каком состоянии находилась популяция леммингов ко времени установления зимы. Наши наблюдения показывают, что интенсивное подснежное размножение является продолжением летнего размножения молодых особей. В те годы, когда молодняк незначительно размножался летом, не наблюдалось размножения леммингов и в последующую зиму. Большое значение имеет также состояние растительности, уходящей под снег с бо̀льшим или меньшим количеством зеленых частей.

Заканчивая рассмотрение биологии обского лемминга, отметим ее особенности, характерные для этого вида.

1. Обский лемминг обитает в сырых, преимущественно низинных участках тундры (мохово-ерниковая, сфагновая, торфяно-кочкарная тундры, осоковые мочажины и прибрежные ивняки). В годы повышения численности лемминги широко расселяются по тундре, занимая и более сухие участки.

2. В северной части полуострова обский лемминг постоянно преобладает над копытным и достигает большей плотности, чем на юге полуострова.

3. В подзоне типичной и южной тундр оба лемминга встречаются почти в равных количествах, распределяясь в зависимости от предпочитаемых стаций. В этой зоне возможны изменения количественных соотношений видов леммингов при неодинаковой интенсивности нарастания их численности.

4. На юге полуострова (северная лесотундра, южная граница южной тундры) обский лемминг никогда не бывает доминирующим видом, уступая в численности копытному леммингу и полевке Миддендорфа.

5. Для обского лемминга характерны широкое использование естественных убежищ, несложное строение нор, имеющих всего 2—3 выхода и одну гнездовую камеру.

6. Список кормовых растений обского лемминга невелик, и основу питания составляют осоки и пушица, сохраняющие свое значение и в зимний период. Запасов кормов лемминг не делает.

7. У этого вида отсутствуют черты колониальности (совместное обитание в норах-колониях, сигнализация опасности и т. д.).

8. Обский лемминг размножается и в зимние месяцы (ноябрь-апрель), что является приспособлением, компенсирующим кра̀ткость периода летнего размножения, и связано с питанием зелеными частями растений (осок) в течение всей зимы. Интенсивность зимнего размножения изменяется по годам и имеет большое значение для темпа нарастания численности популяции.

9. Период весенне-летнего размножения начинается в конце июня— первых числах июля. Во время таяния снега (конец мая—начало июня) размножение задерживается в связи с отсутствием сухих убежищ.

10. В течение летних месяцев взрослые (перезимовавшие) самки приносят два помета, и лишь одиночные особи, доживающие до августа, имеют еще третий помет.

11. Молодые самки (рождения этого года) могут принимать участие в размножении, принося за лето один помет. Самцы достигают половой зрелости позже, чем самки.

12. Для обского лемминга характерна большая величина выводка, достигающая в среднем 5.8—8.2 детеныша на самку в группе взрослых особей. У молодых самок выводки меньше, чем у старых (в среднем 4.5).

13. В год пика численности у обского лемминга наблюдается раннее прекращение размножения, характерное для популяций полевок в средней и южной частях страны.

14. Занимая основное место в питании многих хищников тундры, обский лемминг своей численностью лимитирует количество хищников и в первую очередь промыслового зверя — песца.

ЭКОЛОГИЯ КОПЫТНОГО ЛЕММИНГА
(*DICROSTONYX TORQUATUS* PALL.)

Стационарное распределение

Многие авторы (Миддендорф, Житков, Наумов, Сдобников) считали копытного лемминга обитателем сухих, возвышенных участков тундры. Так, например, Б. М. Житков (1913) писал: «Вид этот... приурочен более к пустынным, с обнажающимися песками и обрывистыми склонами холмов, областям высокой тундры». В. М. Сдобников (1938) указывал, что «для копытного лемминга вообще характерны пустынные сухие участки возвышенной тундры с присутствием пятен обнаженных песков, камней и пр.». С. П. Наумов (1931) отмечал: «вид этот приурочен к сухим песчанистым обрывам материков, особенно если они несут пустынный отпечаток, и вообще к высокой тундре арктического характера».

Приведенные высказывания утвердили среди зоологов представление о чрезвычайной привязанности копытного лемминга к высоким, сухим участкам тундры. Другие авторы (Дубровский, 1937, 1940; Красовский, 1939; Колюшев, 1936), мало времени уделявшие непосредственному наблюдению за распределением мелких грызунов, повторяют приведенные высказывания и «подтверждают» приуроченность копытного лемминга к сухим и даже каменистым типам тундры. Отсюда же исходит и мнение о том, что этот вид типичен для арктической тундры и более редок в южных ее частях.

Впервые детальные исследования биологии копытного лемминга начаты на Ямале В. В. Кучеруком в 1937 г. В 1938 и 1939 гг. в этих работах принимала участие и я, продолжив в 1941—1943 гг. наблюдения в различных частях полуострова.

Материалы, собранные нами по биологии копытного лемминга, значительно расходятся с данными предыдущих авторов о приуроченности этого вида к сухим пустынным участкам тундры. Наиболее заселенной оказалась тундра среднего увлажнения, располагающаяся на пологих склонах и водораздельных пространствах с расчлененным микрорельефом.

Изучая биологию этого лемминга, мы отметили наибольшую привязанность его к моховой тундре. Из свойственных этому типу тундры

10 более мелких растительных ассоциаций (разностей. — Андреев, 1934) копытный лемминг заселяет пять.

Больше всего этого грызуна в мохово-ерниковой разности, где кустики *Betula nana* достигают высоты 20—30 см и располагаются над моховыми подушками довольно сомкнутым ярусом. Здесь же обычны карликовые ивы, есть осоки. Заболоченность участков значительна, вечная мерзлота летом достигает глубины в 30—40 см.

Обычен копытный лемминг в типичной моховой разности, развитой по хорошо дренированным склонам и отличающейся менее значительным развитием карликовой березки и присутствием лишайников.

Много лемминга и на пологих склонах, занятых оторфованными участками моховой тундры, с обязательным присутствием березки (*Betula nana*) и багульника (*Ledum*).

Так же обычен этот вид в крупнокочковатой моховой тундре, развитой на слегка заболоченных, ровных плато, покрытых мощными подушками мха (включая и сфагновые) с примесью пушицы, багульника, осок, голубики и характерной для всех почти типов моховой тундры карликовой березки.

Населяя также осоково-моховую разность, копытный лемминг, очевидно, по этим участкам доходит до Северного Ямала, где имеет наибольшее распространение этот тип тундры.

Реже встречается этот лемминг в типах моховой тундры, занимающих высокие участки с ничтожным снежным покровом, чахлой зеленой растительностью и обилием лишайников. Такие участки свойственны южной тундре и лесотундре Ямала (Андреев и Игошина, 1934).

Совершенно лишены копытных леммингов полигональные тундры, развивающиеся на местах, обнаженных зимой от снега, и свойственные арктической зоне.

В торфяно-кочкарных тундрах копытный лемминг занимает заболоченные участки, в которых наряду с пушицами много багульника, карликовой березки, морошки, брусники, осок. На увлажненных участках таких тундр обычен сфагнум, а по высыхающим торфяным участкам и на дерновинах — пушица и лишайники.

Копытный лемминг избегает густых, сомкнутых кустарников, встречающихся в тундре. Охотнее заселяет он участки, где ярус ив и березки не превышает 20—45 см высоты, а проективное покрытие не более 30—40%. Такие кустарники развиты обычно в верхних частях склонов в ерниково-болотной подзоне Южного Ямала.

Среди болот наиболее заселены копытным леммингом осоково-кочковатые с ерником участки, развивающиеся в понижениях песчаных водоразделов.

Встречается он и в плоскобугристых торфяных болотах, где занимает торфяные бугры, поросшие брусникой, морошкой, редкими ивами. В понижениях между буграми обильны осоки.

Обширные пространства лишайниковых тундр копытный лемминг почти не заселяет. Чаще можно встретить его в лишайниковых с ерником участках, располагающихся по склонам возвышенностей. Ерник достигает здесь высоты 15—30 см и занимает до 40% площади.

В плакорную тундру, покрытую лишайниками с редкими кустиками карликовой березки, стелящейся по трещинам почвы, копытный лемминг поднимается только вблизи речных и озерных долин. В лишайниковой тундре, удаленной от депрессий рельефа, занятых другими растительными ассоциациями, лемминга нет.

В ряде этих местообитаний копытный лемминг встречается вместе с обским, и их норы располагаются в одной и той же низине, около мочажин, озер в торфяно-кочкарной или моховой тундре.

Но в противоположность обской пеструшке (и полевке Миддендорфа) копытная избегает чрезвычайно сырых, заболоченных участков. Подземные ходы ее норок обычно бывают сухи, тогда как норы обского лемминга, устраиваемые в низких частях микрорельефа, нередко частично залиты водой.

В местах с значительным увлажнением — озерных котловинах, в нижних частях склонов речных долин, в торфяно-сфагновой тундре — копытный лемминг встречается редко, в то время как обский охотно заселяет эти стации.

Наши достаточно продолжительные и специальные наблюдения показали, что высокая песчаная тундра отнюдь не является основной и чуть ли не единственной стацией копытного лемминга, как об этом говорится в литературе. Чем же объяснить единогласное мнение цитированных выше авторов о необычайной привязанности этого вида к «пустынным ландшафтам» тундры?

Прежде всего приходится отметить, что ни Б. М. Житков, ни С. П. Наумов, ни В. М. Сдобников специально леммингами не занимались. Вполне понятно, что, работая в маршрутных экспедициях, эти исследователи могли отметить распространение мелких грызунов лишь весьма поверхностно. Норы копытного лемминга легче увидеть в песчаной тундре, где выходы ничем не закрыты и выбросы песка ясно видны даже издали. Кроме копытного лемминга, здесь не встречается ни один вид тундровых полевок, тогда как в низинной тундре обитают и обский лемминг, и полевка Миддендорфа. Поэтому плохо заметные среди кочек, мха и кустарничков следы различных грызунов обычно относили к деятельности последних двух видов.

Число отловленных зверьков было незначительно. Так, С. П. Наумов имел всего 12 экземпляров копытных леммингов и, между прочим, сообщает, что раз или два встретил их и в низких частях тундры.

Более подробно занимавшийся леммингами К. К. Флеров (1933) пишет, что «копытный лемминг... живет по каменистым болотам с осокой, пушицей и карликовой березой, среди редких лиственничников верхней границы тайги, заходит в речные долины. Особенно охотно держится он по небольшим заболоченным западинам среди россыпей с небольшими озерками и ручьями, с редкой древесной растительностью и густым покровом из низкорослой березы, трав и мхов».

Кроме того, наблюдая леммингов в течение одного лишь года, можно получить превратное впечатление о приуроченности вида к тем или иным типам тундры.

В своей предыдущей работе (Дунаева и Кучерук, 1941) мы также присоединялись к господствовавшему тогда мнению, и только более детальные исследования 1941 и 1942 гг. показали нам, насколько неправильна была прежняя характеристика стационарного распределения этого вида.

В 1941 и 1942 гг., отлавливая леммингов (в основном с помощью собаки), мы всегда отмечали стацию, в которой обитал зверек. При обработке этих данных выяснилась интересная деталь в приуроченности различных возрастных групп леммингов к разнохарактерным участкам тундры.

Гнезда с выводками и кормящих самок мы встречали преимущественно в низинной тундре, тогда как находки расселяющихся подростков (subadultus) наиболее часты в высокой тундре (табл. 7).

Таблица 7

Распределение возрастных групп леммингов по разным типам тундры в 1941 и 1942 гг.

Годы и месяцы	Выводки и размножающиеся самки		Расселяющийся молодняк	
	Низинная сырая тундра	Высокая сухая	Низинная сырая	Высокая сухая
1941 г.				
Июль	13	5	8	3
Август	13	6	14	18
Сентябрь	4	3	10	3
Всего	30	14	32	24
В % за 1941 г.	68.0	32.0	67.1	32.9
1942 г.				
Июнь	13	7	2	11
Июль	15	2	3	4
Август	8	8	8	26
Всего	36	17	13	41
В % за 1942 г.	67.8	32.2	24.0	76.0

В табл. 7 обращает на себя внимание резко возрастающее количество расселяющегося молодняка в августе. Начало интенсивного расселения по высокой тундре отмечено нами 20/VIII 1939 г., 12—13/VIII 1941 г. и 18/VIII 1942 г. С этого времени то и дело в песчаной тундре видны были свежевыкопанные норы с небольшими недостроенными гнездами в них.

Заселение копытной пеструшкой высокой тундры сразу делается заметным, так как на мало задерненной почве все следы деятельности, расчистка нор, выбросы песка, да и сами зверьки доступны наблюдению.

Этим и объясняется обычная ошибка наблюдателей, замечающих леммингов при увеличении их численности и заселении высокой тундры. Закреплению этих взглядов в литературе способствовало еще и то, что норы, вырытые в плотном песчаном грунте, долго сохраняются и свидетельствуют о заселении этих участков леммингами даже тогда, когда самих зверьков здесь уже нет. В низменной же моховой тундре с довольно густым растительным покровом лемминги мало заметны, и обнаружить их можно лишь специальными поисками, с помощью собаки.

В табл. 7 также обращает внимание высокий процент молодняка, отловленного в 1941 г. в низинных участках тундры (67.1%).

В 1942 г. только 24% расселяющихся молодых особей было поймано в низинной тундре, а большинство их обнаружено в высоких участках;

Цифровой материал дополняется непосредственными наблюдениями на основании этих данных мы приходим к следующему выводу.

В 1941 г. численность леммингов была ниже, чем в 1942 г. Поэтому молодняк имел возможность расселяться по типичным местообитаниям — низинным участкам, занятым популяцией с относительно небольшой плотностью.

1942 год был годом максимума численности обоих видов леммингов, при котором, естественно, происходило выселение леммингов из оптимальных стаций на более широкие пространства тундры.

Шелфорд (Schelford, 1943) обратил внимание на то, что в различные годы *D. groenlandicus* придерживается разных участков тундры. В некоторые годы он обилен на высоких сухих холмах, в другие годы встречается в сырых низинах. Автор связывает эти изменения в стационарном распределении с количеством осадков. По его предположению, в дождливую осень зверьки живут на высоких участках, в засушливую держатся в низинах. Подробное рассмотрение материалов, имеющихся в работе Шелфорда, показывает, что лемминги были обильны на холмах в годы максимума (1933, 1936).

В год низкой численности (1932) их видели только в низинах. Повидимому, и в этом случае автор имел дело с заселением зверьками большей площади в год увеличения численности.

Наши материалы не устанавливают связи стационарного распределения лемминга с условиями погоды. Наоборот, в крайне холодное и дождливое лето 1941 г. (первый год заметного увеличения численности) лемминги держались в низинах. В 1942 г. лето было исключительно жаркое и сухое; у леммингов был пик численности, и они заселяли высокие участки тундры.

В годы низкой численности леммингов высокая тундра ими совершенно не заселяется. Так, в 1938 г. мы нигде в высокой тундре не могли найти свежих следов деятельности копытного лемминга, несмотря на то, что прошлогодних нор (1937 год — пик численности) было очень много. Летом 1943 г., в год резкого снижения численности копытного лемминга, В. И. Осмоловской был добыт один зверек этого вида в сфагновой низине, на перешейке между двумя озерами. Следы деятельности леммингов найдены были в мохово-ерниковой тундре, а на коренном берегу р. Ныды отмечено полное отсутствие леммингов. Экскурсируя по тундре в 1941 г., мы постоянно отмечали большее число леммингов (всех возрастов) в низинной, сырой мохово-кустарниковой тундре. Так, на правом берегу р. Хе-яхи в заболоченных понижениях между увалами, мы регулярно отлавливали до 20—30 копытных леммингов за экскурсию. Левый, высокий берег реки, занятый более сухой тундрой с примесью лишайников и пушиц, был населен этим видом менее обильно. За дневную экскурсию (8—10 часов) мы добывали здесь не более десятка экземпляров.

Таким образом, оптимальные стации копытного лемминга — несомненно низинные участки тундры, со значительной влажностью, разнообразным микрорельефом и различными типами растительных ассоциаций (см. табл. 14).

Высокая песчаная ерниково-лишайниковая тундра заселяется редко. Только к концу лета численность леммингов здесь значительно увеличивается за счет расселяющегося молодняка.

С этим вопросом тесно связано и географическое распространение копытного лемминга.

Достаточно полных сведений о его географическом распростренении на Ямале до сих пор нет. Б. М. Житков встретил копытного лемминга в небольшом числе в тундре вблизи озер Ямбу-то и Ней-то, т. е. в мохово-

кустарниковом секторе Среднего Ямала. Зверьки были встречены в возвышенной песчаной, местами очень бедной растительностью тундре в первых числах мая, т. е. когда тундра была покрыта снегом. Недостаточно полные наблюдения, поддержанные указаниями ненцев, привели автора к предположению, что копытный лемминг приурочен к северным широтам. Б. М. Житков очень осторожно высказывается по этому поводу: «Вид этот — и по словам самоедов — повидимому, распространен в более северных широтах» (стр. 179).

С. П. Наумов пишет: «Повидимому, копытный лемминг несколько обильнее распространен в зоне арктической тундры, представляющей более удобное для поселения место, что подтверждается также данными Житкова и Миддендорфа» (1931, стр. 21).

В. М. Сдобников (1937) приводит копытного лемминга в списке видов, «обитающих преимущественно в сухой, возвышенной тундре, на вершинах и склонах холмов, на бровках, обрывах на Ямале». На стр. 43 он пишет: «Б. М. Житков и С. П. Наумов в Гыданской тундре отмечают большую приуроченность копытного лемминга к арктической тундре...»

Осторожное высказывание Б. М. Житкова превращается в утверждение, и В. М. Сдобников уже оперирует этим положением как установленным фактом, отбрасывая все «повидимому» и «несколько обильнее» предыдущих авторов.

Последующие авторы исходили из этого утвердившегося мнения и обычно причисляли копытного лемминга к обитателям высоких широт, не имея на то никаких оснований.

Из литературных источников нам удалось подобрать лишь следующие данные о географическом распространении этого вида на полуострове и продолжении его — о-ве Белом.

Остров Белый. По данным А. Н. Тюлина, в 1934/35 и 1935/36 гг. на острове наблюдался только обский лемминг. Копытный лемминг в эти годы обнаружен не был. Л. М. Цецевинский, работавший на Северном Ямале в районе 71.5° (р. Тамбей) в 1933—1934 гг., отмечает преобладание обского лемминга над копытным. Б. М. Житков встретил копытных в незначительном количестве возле озер Ней-то и Ямбу-то, под 70° с. ш.; севернее были обильнее обские лемминги. В 1939—1940 гг., в районе фактории Дровяной (72° с. ш.), А. Н. Тюлин исследовал 612 обских и только 66 копытных леммингов (взрослые особи).

По данным исследования содержимого песцовых желудков, проведенного мною и В. В. Кучеруком на Салехардской зональной станции, наиболее часто встречаются копытные лемминги в пище песцов из типичной тундры, а в арктической зоне они уступают по численности обским.

Изучая питание тундровых хищников, мы обнаружили, что больше всего копытных леммингов песцы и белые совы ловят в зоне типичной и южной тундр. Повсеместно в арктической тундре роль копытного лемминга в питании хищников относительно низка. Процент встреч копытных леммингов в желудках песцов арктической тундры колеблется от 5 до 16, а в типичной и южной повышается до 24.1 и 36.2 (Кучерук, 1940).

В остатках пищи белой совы в арктической тундре участие копытного лемминга выражается в 30%, а в южной тундре превышает 50%.

В. Судейкин отмечает большое количество копытного лемминга в кустарниковой тундре около фактории Лаборовая (66°22' с. ш.). В 1937, 1939 и 1941 гг. в районе р. Щучьей копытный лемминг постоянно встречался, а обский был очень редок.

К. К. Флеров наблюдал копытных леммингов на Полярном Урале (64° с. ш.), где они были обычны «на всех открытых хребтах, по каменистым болотам с осокой, пушицей и карликовой березой».

Обзор биологии по сезонам

Зима. С наступлением холодов и выпадением снега (начало октября) копытные лемминги занимают пониженные участки рельефа. По первому снегу нередко можно видеть следы неторопливо пробежавшего лемминга, идущие к моховым и торфяным кочкам. Обычно лемминги переселяются в ближайшие низинки и неровности рельефа, всего на несколько десятков метров. Иногда цепочки следов тянутся на 150—200 м. Заметных «переселений» леммингов нам отмечать не приходилось, но позже, когда снег окончательно покрывал землю, скопляясь в кустарниках и низинах, следы этих леммингов оказывались приуроченными исключительно к участкам с наиболее глубоким снежным покровом.

При постоянных сильных ветрах и характерной для Арктики необычайной «сухости» снега, распределение его в тундре очень неравномерно. Плотность снега в разных участках тундры также сильно варьирует.

С открытых вершин холмов и плакорных участков высокой тундры снег сдувается ветром, и нередко остается лишь слой в 1—2 см, не прикрывающий даже стелющихся веточек водяники (*Empetrum nigrum*).

В закрытых котловинах, на защищенных от ветра склонах и среди кустарников снежный покров достигает глубины в 110—130 см. В пространствах между веточками ерника и багульника всегда остаются естественные пустоты, ходы, по которым и передвигаются лемминги.

Уже в середине декабря снег под действием ветра уплотняется настолько, что легко держит человека без лыж. Плотность старого снега по отношению к свежевыпавшему увеличивается до 520%.[6] В нижних слоях он превращается в льдистую, рассыпчатую агрегацию, состоящую из отдельных крупинок.

Плотный тундровый снег с трудом поддается даже железной лопате. В толще снежного покрова лежат ледяные прослойки очень твердого, уплотненного снега (наста), позже засыпанные свежими слоями. Таких «корок» при общей глубине снега в 50—60 см к весне образуется 2—3 и более. Нередко можно слышать, как копытный лемминг скребется под ровной пеленой снега, пробуравливая себе ходы к кормовым участкам.

Мощные зимние когти с твердой, ороговевшей подушечкой пальца успешно справляются с прокапыванием твердого снега, и лемминги довольно быстро продвигаются в плотных снежных пластах.

Основные зимние местообитания копытного лемминга — это крутые склоны высокой тундры, спускающиеся к берегам озер, в котловины, а также низинные, моховые и торфяно-кочкарные участки тундры. Здесь снег достигает значительной глубины и менее подвергается действию ветра.

Обитая всю долгую зиму под снегом, лемминги прокапывают от гнезда подснежные ходы, идущие по радиусам на 7—10 м. Кроме того, зверьки используют естественные, свободные от снега пространства, сохраняющиеся между ветвями кустарников. Здесь в основном они и кормятся.

Зимой лемминги устраивают в толще снега гнезда из мелко раструшенных стеблей осок и пушицы. Диаметр гнезда достигает 25—30 см, высота 20—25 см. Гнездо имеет толстое, плотное дно 12—15 см толщины

[6] Мы определяли плотность взвешиванием определенного объема снега.

Большей частью гнезда бывают шарообразные, закрытые сверху и с боковым входом. Нередко снежный ход, идущий от гнезда, бывает выстлан сеном на расстоянии до 1—1.5 м. Обычно возле гнезда находится «уборная», где скопление экскрементов к весне достигает больших размеров.

Чаще всего гнезда копытных леммингов расположены на крутых склонах тундры. При этом на определенном склоне гнезда обычно лежат на одной горизонтали. Повидимому, постройка гнезд у разных особей начинается одновременно, при достижении снежным покровом определенной высоты. Чаще всего гнезда лежат в нижней и средней частях склонов, где снег накопляется раньше, чем у вершины.

Расстояние между зимними гнездами при большой численности копытных леммингов зимой 1941/42 г. достигало в населенных ими местах 100—150 м. Реже встречались гнезда на расстоянии 50—60 м. Иногда мы находили 2—3 гнезда рядом, на расстоянии 2—5 м. Повидимому, это были гнезда одной семьи. Сообщений между отдельными гнездами нет.

Иногда мы обнаруживали зимние гнезда леммингов, в которых жило по нескольку зверьков. Чаще всего это были подростки 1—1.5-месячного возраста. Их в одном гнезде было 2—3 и до 4 особей.

В первых числах июня, когда началось весеннее размножение, в гнездах встречались парами взрослые лемминги (самец и самка) с развитыми гонадами.

Несомненно, подснежное размножение происходит у копытных леммингов и в зимние месяцы. Указания на это мы имеем у А. Н. Тюлина (1940). Находки молодняка копытного лемминга в желудках песцов в зимнее время также подтверждают это (Дунаева и Кучерук, 1941). В коллекциях Зоологического музея Московского университета имеются экземпляры молодых леммингов, рожденные в феврале — марте (Таймыр), т. е. еще глубокой зимой.

Анализ весенней популяции леммингов также свидетельствует о зимнем размножении. В мае — июне 1942 г. в популяции были особи, рожденные в марте — апреле. Размножение леммингов в мае происходит, когда зверьки живут еще под снегом и образ их жизни не отличается от зимнего.

Все данные, которыми мы располагаем, свидетельствуют о том, что подснежное размножение у копытных леммингов проходит с гораздо меньшей интенсивностью, чем у обских. У последних молодые встречались (в желудках песцов) в течение всего зимнего сезона, тогда как у копытных размножение приурочено к концу зимы.

Зимою в желудках песца молодняк обского лемминга встречается чаще и в большем количестве, чем молодняк копытного. Так, например, в сезон 1939/1940 г. в желудках песцов, добытых в районе фактории Тамбей (сборы Л. Н. Попова), мы обнаружили 24 молодых обских лемминга и всего один экземпляр молодого копытного. В зиму 1936/37 г. в желудках песцов было отмечено более 70 молодых обских и менее десятка молодых копытных. Причину различия интенсивности зимнего размножения этих двух видов леммингов можно искать в ряде условий. Повидимому, обский лемминг оказался более приспособленным к суровым условиям тундры, обладая более совершенной терморегуляцией.

Большое значение имеют резкие различия в питании этих двух видов. Обский лемминг — стенофаг, питающийся и зимой и летом в основном стеблями и корневищами осок и пушицы. Большинство этих растений в зимнее время сохраняется в зеленом состоянии, обеспечивая полноценное питание обского лемминга.

Кормовой рацион копытного лемминга более разнообразен в летнее время и резко сокращается зимой. Летом копытные пеструшки питаются зелеными листьями кустарничков — карликовой березы, ивы, голубики, поедают листья куропаточьей травы, морошки, брусники, а также листья осок. Поздним летом едят ягоды голубики, морошки и грибы. Осенью, с началом пожелтения и увядания растений, список поедаемых видов сокращается, а в зимнее время ограничивается 2—3 видами. Основу питания зимой составляют кустарнички — березка и ивы, у которых лемминги обгладывают кору и верхние слои древесины. Нередко под снегом можно обнаружить целые «поленицы» обглоданных отрезков веточек ерника, нагрызенных леммингами. Из зеленых кормов лемминги регулярно поедают лишь листья брусники. Зеленеющие осоки доступны им только на болотистых участках, где зимует незначительная часть популяции.

Весенний период (май — июнь). В первой половине мая начинают появляться проталины по вершинам холмов и речным берегам, где снежный покров был особенно тонок.

Инсоляция в тундре настолько велика, что даже в морозные дни с температурой в —6,—8° солнце растапливает здесь снег, превращая его в тонкую, льдистую корочку. К 16—18 часам не остается и ледяной корочки; испарение идет так интенсивно, что на вершинах холмов почти не бывает лужиц.

Дольше всего, иногда до середины июля, сохраняются пласты снега в средней части склонов. Так как гнезда копытных леммингов обычно расположены именно здесь, то зверьки нередко пользуются своими зимними убежищами до начала или середины июня.

Трудно дать общую характеристику влияния весны на условия обитания копытных леммингов, занимающих разнообразные участки тундры. Остановимся на более обычных и ярких примерах.

Высокая песчаная тундра с лишайниками и низкорослым ерником быстро освобождается от снега. Талая вода легко просачивается в почву и, достигнув слоев с отрицательными температурами, замерзает. В норах копытных леммингов образуются ледяные пробки, целиком заполняющие ходы. Пробки эти постепенно оттаивают, освобождая вход в нору, но в глубине ее лед сохраняется до 20-х чисел июня. Обитание в этих норах весной невозможно, и лемминги продолжают держаться в зимних, подснежных гнездах, расположенных на склонах высокой тундры.

С появлением проталин зверьки начинают кормиться на освободившихся от снега участках. На вершинах холмов они находят куртинки «куропаточьей травы» (*Dryas octopetala*), листья брусники. Они обгладывают веточки ерника, стелющегося по трещинам почвы. Кормясь преимущественно на проталинах, лемминги находят убежища под снегом и в значительной степени продолжают под ним кормиться.

Иные условия обитания представляет в это время торфяно-кочкарная, или крупно-бугристая, тундра, охотно заселяемая обоими видами леммингов.

Несколько позже, чем на высоких холмах, происходит освобождение от снега крупных торфяных кочек, бугров. Чернеющие проталины интенсивно нагреваются при длительном освещении солнцем. Поглощение солнечных лучей черной поверхностью торфа или мхов очень велико, и разница в температуре поверхности песчаных участков и торфяных нередко достигает 10—12°.

В солнечные дни в мае торф нагревается до 16—18°, что сопровождается интенсивным испарением с поверхности мха или обнаженного торфа, а так

как они обладают значительной гигроскопичностью, то происходит вытягивание влаги из нижележащих слоев. В силу этой гигроскопичности и хорошего нагревания торфяные участки быстро просыхают, и норы леммингов здесь не закрываются ледяными пробками, а если и закрываются, то не надолго.

Кроме того, зверьки здесь всегда находят убежища в естественных углублениях, пустотах и трещинах. Подснежные зимние гнезда в этих участках уже в середине мая сильно намокают, так как лежат в понижениях между буграми, где скопляется вода. Лемминги перебираются из них на возвышения микрорельефа.

Кормятся лемминги на буграх листьями брусники, веточками ерника, а в понижениях — стеблями осок и пушицы.

Отлавливая в течение мая — начала июня в подобных участках копытных леммингов, мы не находили среди них ни молодых зверьков, ни беременных самок.

Размножение начинается здесь в начале июня и происходит в подземных, прошлогодних расчищенных норах.

Мохово-ерниковая тундра создает менее благоприятные условия для переживания весеннего времени. Глинистая почва здесь долго не оттаивает; неглубокие прошлогодние норы леммингов заполняются расползающейся глинистой массой и зверьками не используются. Подснежные гнезда также в это время (середина мая) «выходят из строя», так как в этих обычно слабо пологих участках накопляется много воды и гнезда намокают. Лемминги скрываются в естественных убежищах под кустиками ерника, в ямках моховых кочек и т. п.

Размножение начинается, примерно, с конца июня, лишь после оттаивания и просыхания почвы, с чем связана возможность расчистки и рытья нор. Но даже еще в начале июля нам приходилось раскапывать норы, в которых гнезда лежали на мерзлом слое почвы на глубине 12—14 см.

Закончим рассмотрение ранневесеннего периода сравнением условий обитания леммингов в этих трех основных стациях.

Как видно из сказанного, зверьки встречаются весной с различными вариантами таяния и поверхностного стока и по-разному переносят этот период перехода от зимнего к летнему образу жизни. Раньше всего выход зверьков на освободившиеся от снега участки наблюдается в высокой, песчаной тундре; но вместе с тем здесь дольше всего сохраняются по склонам пласты снега, а вместе с ними и зимние подснежные гнезда. Характерно, что подземные норы высокой тундры становятся доступными лишь во второй половине июня.

Условия обитания в торфяно-бугристой тундре отличаются тем, что здесь рано теряют свое значение зимние подснежные гнезда, но зато быстро могут быть заселены леммингами подземные норы, проделанные в толще торфяных бугров.

И, наконец, мохово-ерниковая тундра представляет наименее благоприятные условия для переживания весеннего времени, так как здесь одновременно размокают подснежные гнезда и разрушаются подземные норы грызунов.

Интересно сопоставить влияние различных условий обитания с ходом размножения.

Так как копытные лемминги размножаются в условиях зимних месяцев, то нет оснований предполагать, что с наступлением весны потенциальная возможность размножения уменьшается.

Вместе с тем весеннее размножение (в апреле — мае) идет далеко не во всей популяции и характеризуется разновременностью появления отдельных выводков.

В мае, например, в популяции встречаются и подростки 30—40-дневного возраста, и молодые в возрасте 20—25 дней, и только что вылезшие из нор детеныши. В это время среди самок встречаются и беременные, и кормящие, и холостые особи. Во второй половине мая — начале июня беременных самок еще очень мало, несмотря на то, что среди самцов в это время наблюдается заметное оживление. Крупные самцы с хорошо развитыми гонадами возбужденно бегают, нередко вступая в драки между собой. Воинственное настроение их в это время так велико, что многие самцы бесстрашно встречают и даже успешно отражают нападение собаки, поднимаются на «дыбки» и высоко прыгают.

Массовое размножение (появление большого числа беременных самок) наступает только в 15—20-х числах июня, а до этого беременные самки встречаются единицами. Как нам кажется, подавленность размножения у леммингов весной происходит в основном из-за отсутствия убежищ, пригодных для устройства гнезд.

Разновременность появления выводков в несходных стациях связана с различиями в условиях обитания, а именно с возможностями постройки гнезд для вывода молодняка.

В течение мая и первой половины июня попадаются лишь единичные беременные самки, обитающие, повидимому, в более благоприятных условиях микрорельефа. В последней декаде июня приходит в течку значительная часть самок, и в это время всюду уже устанавливаются условия, благоприятствующие выводу молодняка.

Во второй декаде июня почти вся тундра освобождена от снега; только в оврагах, на северных склонах и кое-где по берегам рек лежат пласты твердого, слежавшегося снега, сохраняющегося нередко и до конца июля. Увеличивается глубина оттаивания почвы. Наибольшей мощности деятельный слой достигает в высокой, песчаной тундре. Здесь в середине июня мерзлота уходит на 30—40 см. Норы копытных леммингов освобождаются от льда, и ледяные пробки сохраняются только в глубине ходов. Часть популяции леммингов со склонов из некоторых других участков тундры перебирается в высокую лишайниково-ерниковую тундру.

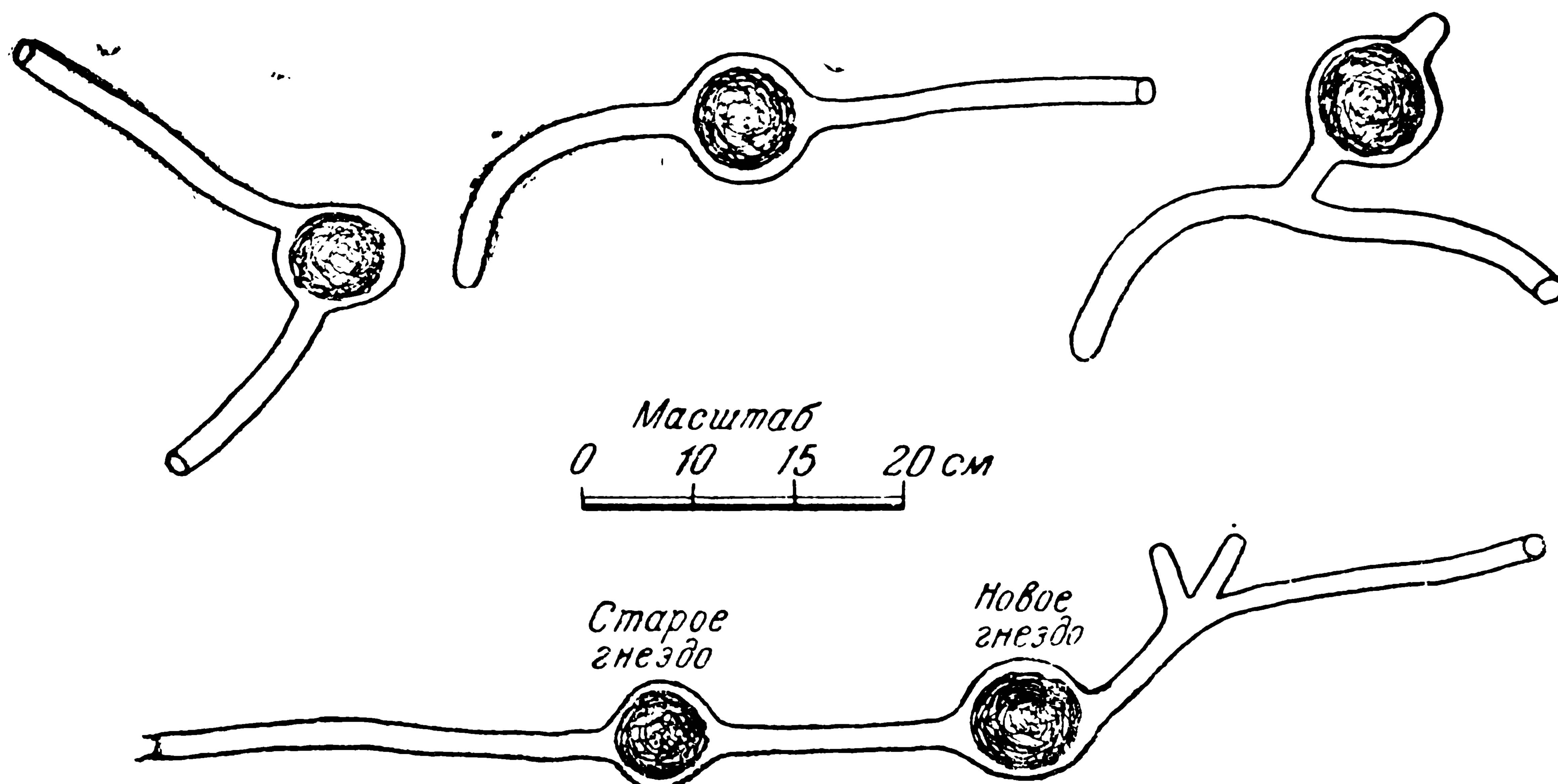
Начинается деятельная расчистка нор. У многих нор заметны свежие выбросы земли, остатки старых гнезд. Нередко можно было наблюдать зверьков, выталкивающих из выходов кучи прошлогодних экскрементов, скопившихся в отнорках — уборных. Идет постройка новых гнезд из сухих стеблей злаков. Обычно новые гнезда устраиваются на месте старых или в несколько расширенной и вычищенной камере-уборной.

Значительного расширения и «переустройства» нор лемминги не делают. Также ни разу не было замечено весной рытья новых нор в высокой тундре.

Роют ли лемминги весной норы в мохово-ерниковой тундре или устраиваются в старых — сказать трудно. Норы здесь мало заметны. Чаще всего зверьки используют естественные трещины, пустоты в моховых кочках, между корнями ерника. Глубокие сложные норы здесь не встречаются, и зверьки нередко устраивают гнезда в моховых кочках. К расширенной камере таких гнезд ведет короткий ход в 5—10 см длиной (фиг. 3). Часто и здесь лемминги селятся в прошлогодних норах, устраивая гнездо в старой гнездовой камере или в «уборной».

Лето. В начале июля заканчивается весенний период жизни леммингов. Большинство особей обосновывается в определенных стациях, занимая теперь постоянные норы. С появлением зеленой растительности (тундра начинает зеленеть в конце июня) лемминги переходят на питание зелеными летними кормами.

Окончание весны и установление летнего периода застают копытных леммингов в различных участках тундры. Зверьки, зимовавшие на склонах увалов, ушли с мест своих зимовок и частью распределились в высокой тундре, частью спустились к подножию склонов, в низинные участки мохово-ерниковой, сфагновой и других типов тундры. На склонах зимуют многочисленные лемминги, но летом они здесь не держатся. Зверьки, зимовавшие в торфяно-кочкарной и других типах низинной тундры, весенних передвижек не совершают, а занимают старые норы, расположенные в местах зимовок.



Фиг. 3. Норы копытного лемминга

Весеннее расселение из мест зимовок не имеет ясно выраженного характера и мало заметно даже при высокой численности леммингов.

Начавшееся размножение ограничивает передвижение самок, и большинство их остается вблизи своих зимовочных участков.

Размножающиеся (беременные и кормящие) самки и молодняк до 30—40-дневного возраста придерживаются низинных участков тундры, заселяя мохово-ерниковую, торфяно-кочкарную и сфагновую тундры.

Разнообразие условий обитания связано с довольно широкой эврифагией, характерной для копытного лемминга.

Приведу список кормов с указанием на степень предпочитаемости. Эти данные получены при наблюдениях над питанием в природных ус-

Условные обозначения: +++ очень охотно; ++ охотно; + мало; — не едят

Salix sibirica	+++	*Empetrum nigrum*	
S. myrtilloides	++	*Cladonia*	-
Vaccinium uliginosum . .	+++	*Cetraria*	—
V. Vitis idaea	++	*Boletus scaber*	+++
Betula nana	++	*B. rufus*	+
Equisetum	+	*Carex*	++
Rubus chamaemorus . . .	+	*Eriophorum*	+
Arctous alpina	—	*Dryas octopetala*	++

ловиях (подсчет остатков на кормовых столиках, просмотр содержимого ротовой полости у отловленных на кормежке зверьков и т. д.) и при скармливании растений леммингам, содержащимся в клетках.

Обитая в мохово-ерниковой тундре, копытные лемминги пользуются многочисленными естественными убежищами, создаваемыми условиями микрорельефа. Нередко гнездовые норки здесь представляют коридорчик в 10—15 см длины, оканчивающийся камерой с гнездом, вырытой в моховой кочке. Подземные норы не бывают глубокими; обычно они не глубже 18—20 см, так как вечная мерзлота лежит на глубине 20—25 см. Влияние вечной мерзлоты заметно сказывается на температурном режиме нор. В летние месяцы температура в норах колеблется от 6 до 1°. Чаще всего приходилось встречаться с температурой 4°. В некоторых норах, идущих по самой мерзлоте, температура в ходах спускается до 0°.

Столь низкие температуры ставят леммингов, особенно выводки, в довольно суровые условия. В июле мы нашли гнездо, лежащее в глубоком ходу на слое мерзлоты, с четырьмя мертвыми захолодавшими леммингами в возрасте 14—15 дней (уже с открытыми глазами). Температура в норе была 0.5°.

Характерная черта поведения копытного лемминга — прикрывание выводка в гнезде сеном, затаскивание в гнезда шерсти, иногда пучка пушицы, наконец массивность постройки гнезд, особенно зимних (с дном до 12—14 см толщиной). Все это указывает на активное приспособление к перенесению низких температур. Участие самца в обогревании молодых также предохраняет их от охлаждения.

Поселяясь в сухих торфяных участках тундры, лемминги роют более глубокие и сложные норы. Часто ходы проделываются в торфяных буграх, прорезая их насквозь и открываясь 2—3 выходами с разных сторон бугра. Гнездо помещается недалеко от входа, в отнорках располагаются «уборные».

В условиях сухих торфяников температурный режим нор мягче, чем во влажной моховой тундре с высоко стоящей вечной мерзлотой. На глубине 10—12 см температура в ходах держится в летние месяцы около 7—8°. По мере углубления температура спускается до 3—4°, но никогда не падает до 0°, хотя ходы нередко идут на глубине более 20 см (мерзлота здесь отступает на 30—40 см от поверхности).

Норение леммингов в высокой тундре с песчаными почвами значительно отличается от норения в других типах тундры. Глубокое оттаивание почвы в летнее время позволяет зверькам прорывать глубокие ходы (до 30—40 см). Длина нор здесь обычно тоже превосходит короткие норки низинных участков тундры.

Благодаря глубокому залеганию вечной мерзлоты (иногда ниже 120—150 см) температура в таких норах постоянно выше, и понижение температуры по мере углубления хода не так значительно. На глубине 10 см держится температура 7—8°, и даже на глубине 25—30 см она не спускается ниже 5—6°.[7]

Норы леммингов в песчаной, бедной растительностью тундре хорошо заметны. Обычно у входов лежат выбросы песка, особенно многочисленные в августе, в период расчистки нор расселяющимся молодняком. При устройстве норы лемминги придерживаются трещин почвы, замаскиро-

[7] Повидимому, этими низкими температурами объясняется отсутствие как в гнездах, так и на самих леммингах блох, причем характерной особенностью копытного является полное отсутствие у него эктопаразитов. На обском лемминге и полевках паразитируют мелкие клещи сем. Gamasidae.

ванных веточками ерника, под прикрытием которых обычно и открывается вход в нору. Приуроченность нор к небольшим понижениям и трещинам выражена очень ясно; мало можно найти выходов нор, расположенных на совершенно открытых участках.

На кормежках лемминги также придерживаются укрытий, и маршрут их обычно идет вдоль трещин. Здесь зверьки находят себе и корм и защитные условия, которыми так бедна лишайниковая тундра.

Кормящийся лемминг очень осторожен. Вылезая из норки, зверек, высунув мордочку, озирается кругом и несколько раз скрывается в норку, прежде чем окончательно покинет ее. Вылезши из норы, лемминги нередко становятся на «дыбки», напоминая, как уже отмечал К. К. Флеров, миниатюрного сурка. Убедившись в отсутствии опасности, зверек очень быстро пробегает небольшое расстояние и затаивается, прижавшись к земле под укрытием растительности. Кормятся лемминги всегда под защитой кочек и кустиков ерника, оставляя следы в виде объеденных веточек ивняка, ерника, настриженных «полениц» пушицы; нередко они затаскивают корм в небольшие норки, чаще образованные естественными пустотами, трещинами и т. д.

Характер вненоровой активности копытного лемминга определяет и степень доступности его для хищников различных видов.

Не имея сети поверхностных дорожек и регулярно используемых защитных нор, а пользуясь только случайными убежищами, этот вид находится в менее благоприятных условиях защиты от врагов, чем другие тундровые полевки.[8]

«Затаивание», как способ защиты не может обеспечить укрытие от зорких глаз хищных птиц и поморников, высматривающих добычу с высоты. Рано или поздо затаившийся лемминг новой перебежкой обнаруживает себя и становится добычей пернатых хищников чаще, чем обский лемминг и полевки.

О с е н ь. В конце августа заканчивается вегетация растений. Тундра заметно желтеет, появляются яркие пятна краснеющих листьев гонобобеля, толокнянки, карликовой березки. Дольше сохраняется зеленый фон в низинах, где позже началась вегетация растений, задержанная медленным таянием снега весной.

Осень вносит значительные изменения в условия обитания леммингов. Резко меняется температурный режим в норах. Температура в ходах падает до 2, 0.5°. Тундра заметно мокнет, и начинаются ночные заморозки.

Наряду с питанием летними растениями лемминги используют уже и грубые, зимние корма. В начале сентября зверьки начинают обгладывать веточки ерника, листья которого уже частично облетели. На ивняках листья сохраняются дольше, и лемминги позже принимаются за их кору. Из ягод охотнее всего поедают морошку и голубику. Водянику и толокнянку зверьки, содержавшиеся в садках, не ели. Довольно большое место в осеннем питании леммингов занимают многочисленные в тундре грибы рода *Boletus*.

В сентябре начинается подрост зимней шерсти. В конце октября — ноябре зимние светлые волосы перерастают короткий летний мех. Молодняк позднеосенних (сентябрьских) пометов сразу одевается в зимний

---

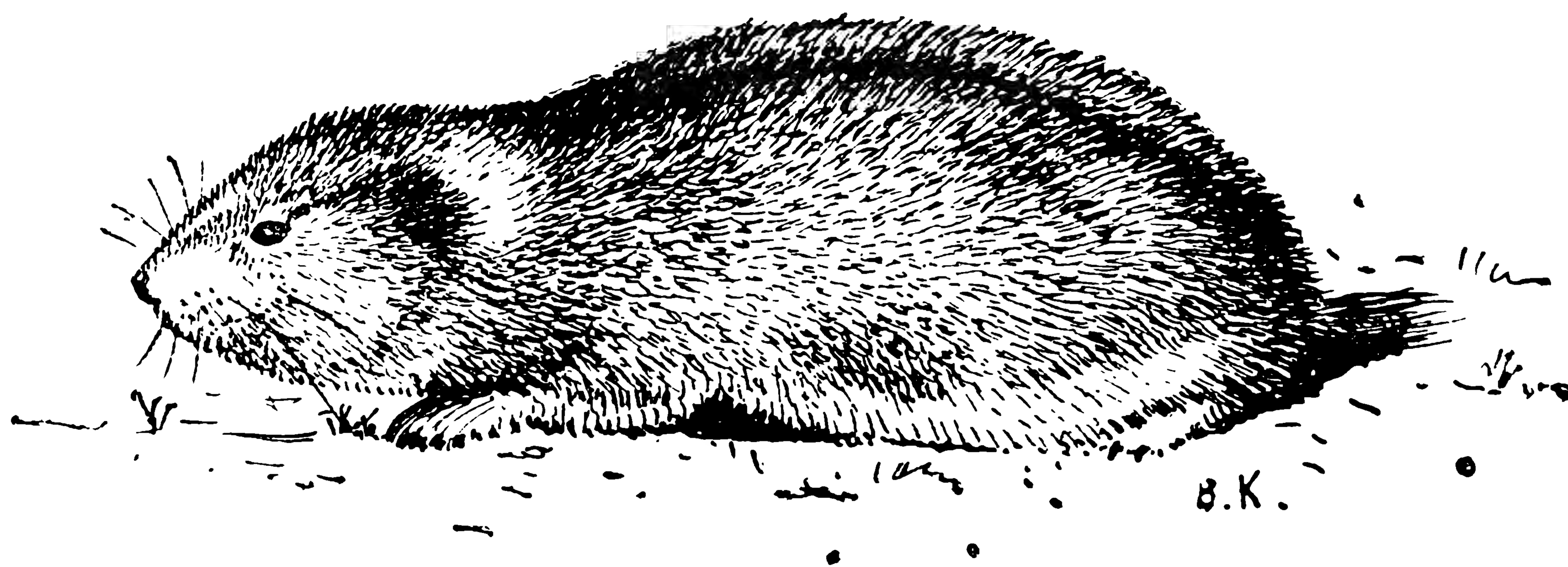
[8] Узкочерепная полевка и полевка Миддендорфа передвигаются почти исключительно по сложной сети поверхностных дорожек в участках, где много кормовых и защитных нор. Обский лемминг кормится на более или менее постоянных кормовых тропах, укрытых нависающими стеблями осок и пушицы и нередко прорезающих кочки.

пушистый светлосерый или рыжеватый наряд, и у зверьков развиваются зимние «копытца».

В октябре, после выпадения снега, начинается развитие зимних когтей и у взрослых особей.

К концу сентября лемминги сильно жиреют. Жировые отложения сплошным слоем откладываются на внутренних органах и в подкожной клетчатке.

Изменения окраски меха и строения когтей. Копытный лемминг имеет довольно резкие возрастные и сезонные отличия в густоте и окраске волосяного покрова. Повидимому, зимнее побеление меха, часто указываемое как характерная особенность сезонного диморфизма копытного лемминга, свойственно далеко не всем особям. В желудках песцов можно было во все зимние месяцы находить остатки копытных леммингов в яркорыжей шерсти. В начале мая мы добыли всего трех белых леммингов, а все остальные экземпляры были «летней» окраски (самых разнообразных оттенков) (фиг. 4). Зверек, пойманный в конце октября под Салехардом и живший у меня до середины января в ящике со снегом, также не был совсем белым, хотя и имел уже вполне зимний мех.



Фиг. 4. Молодой копытный лемминг в летнем наряде (рис. В. В. Кучерука)

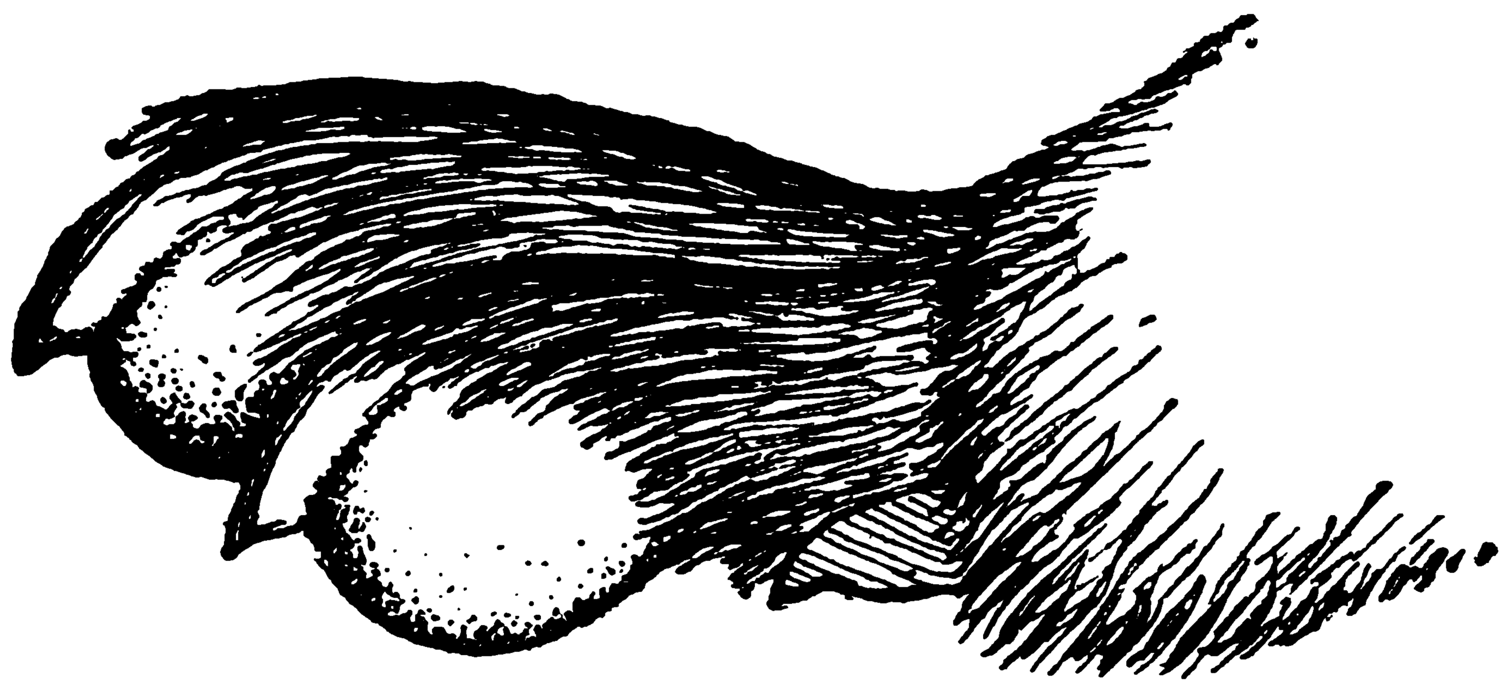


Фиг. 5. Молодой копытный лемминг в зимнем наряде (рис. В. В. Кучерука)

Наблюдения за леммингами в неволе установили, что зимний мех, отличающийся от летнего своей густотой, длиной и пышностью (фиг. 5), может быть светлосерым, равномерно окрашенным на всем теле, с небольшой рыжиной за ушами, и палевым (почти розовым) с более яркой рыжиной на горле и за ушами. Эта своеобразная окраска обусловливается значительным побелением шерсти при наличии рыжеватых волос и часто встречается также в природе. Например, в коллекции Л. Н. Попова с Там-

бея из пяти копытных леммингов, добытых в весеннее время, два были «розовыми». По личному сообщению Л. Н. Попова, зимовавшего на Тамбее с 1938/39 г. по 1940/41 г., ему редко попадались чисто белые зверьки, но палевые и розоватые были обычны.

И, наконец, очень распространен тип окраски со значительной пестриной, как бы крапчатостью, вызванной смешением зимних светло окрашенных волос и более ярких летних. Довольно часта примесь черных волос. У «зимних» особей обычно черный ремешок на спине бывает слабо заметен. Хорошо выражен он лишь у молодых зверьков летних пометов; с возрастом и периодическими (возрастными) линьками он стушевывается. У молодых, появившихся зимой, ремешок почти незаметен.



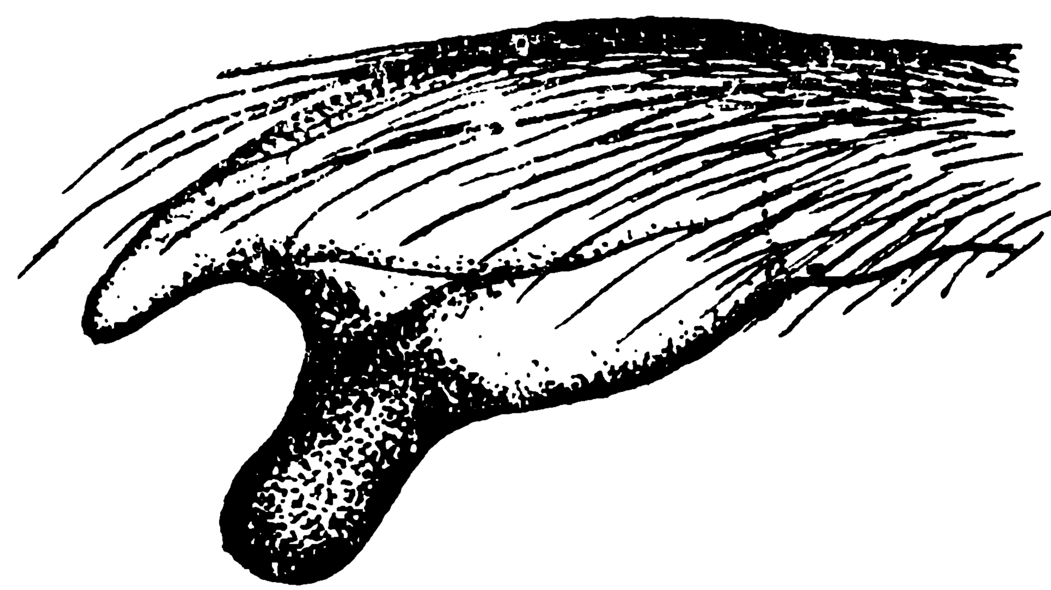
Фиг. 6. Образование зимнего когтя у молодого лемминга, возраст 17 дней (рис. В. В. Кучерука)

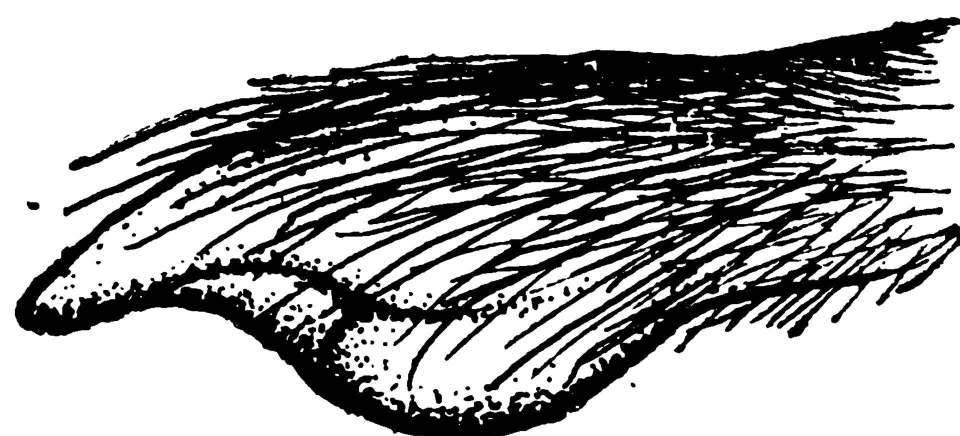
Разнообразие окраски леммингов, связанное с возрастом и временем года, необычайно велико; оно заслуживает специального изучения.

Остановлюсь теперь на изменениях когтей леммингов. Подробное описание развития зимних «копытец» дано в одной из наших ранних работ (Дунаева и Кучерук, 1941). Собранные в природе данные сводятся к следующему.

Развитие зимних когтей мы наблюдали в одном позднем выводке 11/IX 1941 г. у слепого еще молодого лемминга (фиг. 6). Подушечка пальца была увеличенная и твердая. Молодой был в светлой серовато-желтой длинной и пушистой шерсти, резко отличной от шерсти летних выводков.

Степень развития зимних когтей у леммингов бывает различна, но, в противоположность побелению, встречается у всех особей. У некоторых леммингов (это касается более старых) когти достигают очень большой величины — 12 мм длины и 5 мм высоты.





Фиг. 7. Линька зимнего когтя (рис. В. В. Кучерука)

За зиму когти стираются, омертвевшие части подушечки отваливаются; повидимому, формирование зимнего копыта в течение зимы происходит неоднократно (фиг. 7).

На это указывают находки леммингов с обломанным когтем на одном из пальцев или полностью на лапе и с новыми, нестертыми копытцами на другой. Иными словами, образование когтей часто идет различно на разных лапах.

Размножение копытного лемминга

Причины, вызывающие резкие изменения численности некоторых мелких грызунов, все еще недостаточно изучены. Тем более неизвестны

они для тундровых полевок — леммингов, по биологии которых мы до недавнего времени не имели почти никаких сведений.

Вместе с тем численность этих важных кормовых грызунов не бывает постоянной, а масштаб ее изменений очень велик. Массовое количество леммингов или почти полное отсутствие их в тундре вызывают соответственные явления в численности промысловых зверей, в первую очередь песца. Следовательно, выяснение причин, вызывающих изменение количества леммингов в тундре, и пути, по которому идут нарастание и падение их численности, имеет большое практическое значение. С общебиологической стороны выяснение закономерностей жизни популяции позволяет нам ближе и глубже подойти к вопросам эволюции — борьбы за существование, адаптаций и т. д.

Вопрос о закономерностях нарастания численности грызунов можно разрешить, лишь хорошо зная биологию размножения, а также зависимость интенсивности размножения от внешних условий, от субъективных особенностей различных возрастных групп грызунов, от строения популяции и других деталей их биологии. Решающий фактор, определяющий скорость увеличения числа особей в популяции,— размножение. Смертность грызунов (за исключением вымирания от стихийных бедствий) также оказывает свое влияние на увеличение популяции, задерживая быстроту нарастания численности размножающейся популяции и сокращая ее при отсутствии размножения.

И размножение, и смертность грызунов не имеют интенсивности, постоянной для различных лет, сезонов и периодов жизни самих грызунов. Колоссальные «колебания численности» грызунов определяются изменениями их биологии и в основном биологии размножения. Смертность как фактор, регулирующий численность популяции, следует поставить на второе место.

Ни естественная смертность, ни гибель от хищников не могут изменить направления в динамике численности популяции, определяющегося особенностями размножения в данный период.

Даже такой мощный фактор, как смертность от эпизоотии, может не оказать решающего действия на снижение численности популяции полевок, в которой идет размножение.

В этой работе мы пытаемся объяснить изменения численности северных полевок, прослеженные нами за ряд лет, исходя из данных об их биологии. Здесь затрагивается в основном биология размножения и ее особенности в разные сезоны, годы и у различных возрастных групп леммингов.

Прежде всего нужно изучить пути, по которым идет процесс нарастания или падения численности в конкретной популяции грызунов, что невозможно без глубокого изучения биологии размножения. Зная особенности биологии, при которых протекает падение или повышение численности, можно искать толчок внешней среды, давший то или иное направление изменениям биологии популяции.

Размножение грызунов с резкими изменениями численности отличается большой пластичностью. Постоянными, неизменяющимися факторами можно считать продолжительность беременности и некоторые моменты развития детенышей — прорезывание зубов, открытие глаз и т. п.

Уже в сроках наступления половой зрелости могут быть различные отклонения, зависящие от интенсивности роста молодняка, особенностей питания, сезона года и других причин. Такие же важные моменты биоло-

гии размножения, как число и частота пометов, количество детенышей в выводке, подвержены значительным изменениям.

Остановимся на некоторых деталях размножения.

Продолжительность беременности равна у копытного лемминга 18 дням, что установлено мною при наблюдениях за зверьками, содержавшимися в клетках. Две самки принесли в неволе 11 пометов. Половая охота наступает на 1—2-й день после родов и продолжается 1—2, редко 3 дня. Иногда самка подпускала самца через день. В одном случае самка была покрыта на 1, 2 и 5-й день после родов; роды произошли через 18 дней после первого спаривания. Готовая к спариванию самка играет с самцом, ложится на бок, трется о него; при спаривании она прижимается к земле и приподнимает заднюю часть туловища. В течение дня зверьки спариваются несколько раз. После прекращения половой охоты самка агрессивно нападает на самца, кусает его, но через некоторое время успокаивается, и пара живет очень мирно вместе, даже во время беременности и появления молодняка.

Будучи готовы к новому спариванию вскоре после родов, самки копытного лемминга приносят два помета один за другим. В природных условиях, во время интенсивного размножения (июль — август), многие кормящие самки оказывались беременными.

У самок со слепыми детенышами размеры эмбрионов не превышают 9 мм, у самок с прозревшими (т. е. в возрасте после 14—15 дней) длина зародышей колебалась от 10 до 22 мм. Длина новорожденных леммингов 33—38 мм. Следовательно, вторые роды происходят, как только молодые первого выводка достигнут самостоятельности, перестав сосать мать, что бывает в возрасте 22—23 дней.

Наименьший промежуток между родами, зарегистрированный при разведении в неволе, был равен 23 дням. Интересно, что в этом случае самка была покрыта на 2 и 3-й день после первых родов, а рождение молодых последовало на 21-й день после первого и на 20-й день после второго спаривания. Позже самец не подсаживался к самке, и таким образом здесь мы имеем случай или задержки оплодотворения или удлинения беременности, вызванного выкармливанием молодых первого помета.[9]

Не всегда спарившиеся вскоре после родов самки приносят второй помет. В некоторых случаях покрытые самки пустовали и вновь спаривались спустя несколько дней после родов.

Таким образом, промежуток между пометами удлиняется. Мы зарегистрировали появление пометов у двух самок через следующие интервалы: самка «Старая» — 23, 46, 30 и 28 дней; самка «Смирная» — 36, 40, 30, 23 и 27 дней.

Частота пометов зависит от состояния самки и, повидимому, связана с временем года. Так, в зимние месяцы (декабрь — март) пометы были реже (через 30—46 дней), а весенние пометы (апрель — май) появились через 23—28—27 дней. Несомненно, что в природе внешние условия оказывают большее влияние на размножение; интенсивность последнего меньше и частота пометов реже.

Содержавшиеся в неволе лемминги регулярно получали разнообразные корма — морковь, капусту, яблоки, веточки ивы, листья брусники, зерна овса и других злаков. Из животных кормов охотно брали мучных червей, съедая сразу по нескольку штук. Очень охотно ели хлеб, печенье,

---

[9] Явление, описанное у белых крыс (L a t a s t e. Actes Soc. Linn., vol. 40. Bordeau, 1887).

молоко. Несомненно, такой рацион позволял зверькам размножаться с большой интенсивностью. Все же кормящие самки сильно убавляли в весе и выглядели тощими.

В природных условиях размножение лимитируется не только кормовыми ресурсами, но и другими условиями. Так, весной у леммингов происходит перерыв в размножении, приходящийся на конец мая — начало июня. В популяции в это время почти нет беременных самок, несмотря на то, что самцы обладают вполне развитыми семенниками. Весенний перерыв вызывается отсутствием сухих подснежных гнезд и невозможностью использовать норы, заполненные водой и ледяными пробками. Массовая беременность наступает лишь в половине июня, когда лемминги находят себе убежища в обсохших и оттаявших норах.

В некоторых участках тундры лемминги размножаются и весной, используя различные доступные убежища. Так, на склонах холмов под мощным слоем снега зимние гнезда долго сохраняются в пригодном для жилья состоянии, и в них мы находили пары взрослых леммингов. В начале мая около таких гнезд нам попадались молодые лемминги весом в 16—18 г, только что вышедшие из гнезда на поверхность.

В рано обтаявших и обсохших участках тундры лемминги, наоборот, раньше переходят к обитанию в норах летнего типа и раньше приступают к размножению. Но нередки случаи, когда даже в начале июля (под 69° с. ш.) гнезда леммингов в норе глубиной 12—15 см лежат на мерзлой еще почве.

Следовательно, условия обитания ограничивают производительные возможности популяции.

Кроме того, состояние организма самок обусловливает интенсивность размножения отдельных особей. При наблюдениях в неволе мы установили, что, принеся подряд два помета (с промежутками в 23—30 дней), самки копытного лемминга некоторое время пустовали, хотя и были покрыты самцом. Возможно, что в этих случаях имело место даже рассасывание эмбрионов на ранних стадиях развития.

Повторные спаривания происходили на 22—28-й день после рождения второго выводка, и третий помет появлялся после промежутка в 40—46 дней после второго.

Повидимому, организм самки, истощенный двумя беременностями и непрерывной лактацией, требует отдыха, и три помета один за другим бывают у одной особи лишь в редких случаях.

По следам на матке (плацентарным пятнам) у самок, отловленных нами в тундре, можно было установить, что около половины взрослых перезимовавших самок копытного лемминга (45% по данным 1941 г. и та же цифра для 1942 г.) приносят в лето два помета. Молодые самки за лето размножаются, как правило, всего один раз. Взрослые же самки, успев принести к июлю два помета, погибают в течение летних месяцев, чем и ограничиваются воспроизводительные возможности этой группы.

Самка копытного лемминга, находившаяся в неволе, в период с декабря 1939 г. (первые роды 4/XII) по май 1940 г. (последние роды 11/V), т. е. за 5 мес. 7 дней, принесла шесть пометов, причем поймана была в августе от выводка.

Другая самка, пойманная 23/VIII 1939 г. с семью молодыми несомненно второго помета (за это лето), родила в неволе первый раз 11/I 1940 г., и 16/V у нее появился пятый выводок.

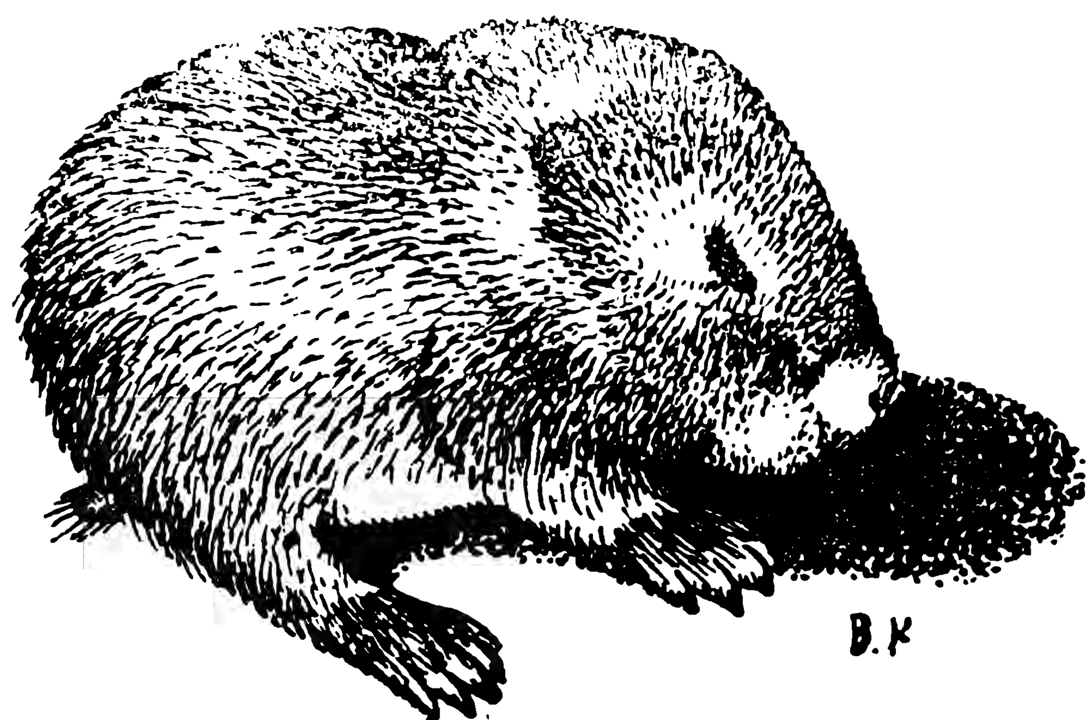
Таковы потенциальные возможности размножения самок — каждый месяц по выводку.

Наши наблюдения над леммингами в тундре показывают, что в природных условиях истинное число пометов далеко отстает от потенциального.

Следы прошлых беременностей (плацентарные пятна) свидетельствуют о наличии трех пометов лишь у небольшого числа самок, всего 3—6%. Это были очень старые самки, до 155 мм длины и до 120—130 г весом. Возраст их мы определяем не менее чем в 13—15 месяцев. В некоторые годы такие самки встречаются еще в августе, но обычно они исчезают из популяции раньше.

Нормальное число пометов в год у самки в природных условиях равно, по всей вероятности, 3—4, учитывая и ранневесенние и нерегулярные зимние выводки.

Молодые самки, давшие первый помет в июле или августе, предположительно могут, перезимовав, принести еще один ранневесенний выводок и два летних. Этим и ограничиваются воспроизводительные возможности самок. Редкие из них переживают еще одну зиму и, принеся еще 1—2 помета, ранней весной погибают.



Фиг. 8. Десятидневный копытный лемминг (рис. В. В. Кучерука)

Развитие детенышей. Основные данные о развитии молодняка копытных леммингов уже опубликованы нами. Здесь мы остановимся на некоторых моментах жизни выводков в природных условиях и в неволе.

Слепые и голые новорожденные лемминги к 10-му дню уже покрыты короткой шерсткой и бойко ползают по гнездовой камере (фиг. 8). На 14-й день малыши прозревают. Размеры (весовые) детенышей в этот момент могут быть довольно различны.

В больших выводках (5—8 молодых) детеныши при прозревании имеют меньший вес (в среднем 11.5 г), чем в выводках с 3—4 молодыми (средний вес 13.4 г) (табл. 8).

Таблица 8

Вес молодых при прозревании (в природе)

Число молодых в выводке	Средний вес	Максим.	Миним.
3—4 (15 экз.)	13.4	15.5	11.0
5—7 (24 экз.)	11.5	14.0	8.0

Очевидно, детеныши в больших выводках испытывают некоторый недостаток в корме (молоке) по сравнению с малочисленными выводками.

Данные, полученные при клеточном разведении леммингов, подтверждают это предположение. Мы выяснили, что вес молодых при рождении не зависит от величины пометов. Так, в выводках с 2—4 молодыми вес их при рождении в среднем 3.8 г, а в пометах с пятью молодыми — 4.1 г (табл. 9, стр. 117).

По мере роста молодых наблюдается отставание веса молодых из крупных выводков. Во время прозревания вес детенышей из маленьких по-

метов 16.4 г, а из больших — 14.4 г. Разница эта сохраняется и дальше, так что вес молодых из больших выводков обычно уступает весу одновозрастных леммингов из маленьких пометов (табл. 9).

Таблица

Вес леммингов в больших и маленьких пометах

Время взвешивания	2—4 молодых				5 молодых			
	Число особей	Вес, г			Число особей	Вес, г		
		средний	максим.	миним.		средний	максим.	миним.
При рождении	21	3.8	4.7	2.1	15	4.1	4.7	3.9
При прозревании (14-й день)	20	16.4	20.2	13.5	15	14.4	16.2	13.0
В возрасте 30 дней	16	40.3	46.3	25	14	33.0	37.4	23.7
В возрасте 60 дней	10	—	73.5	37	5	—	59	35

В одном случае самка родила всего одного детеныша весом 6.2 г, который на 14-й день открыл глаза при весе 28.5 г, т. е. вдвое больше обычного; в месячном возрасте его вес равнялся 46 г.

На этих примерах отчетливо видна зависимость физического состояния молодых и интенсивности их роста от величины выводка и кормового рациона кормящей самки.

Нередко в выводке один, реже два молодых отстают в росте от своих сверстников. В некоторых случаях отставание в весе прогрессировало по мере развития молодых и даже приводило к гибели зверька. Так, в одном из пометов, полученных в неволе, вес трех молодых при рождении был: 4.7, 4.5 и 2.9 г; меньший съеден самкой на 2-й день.

В другом помете вес был 4.2, 4.25 и 2.15 г. При прозревании зверьков вес их был 18.0, 16.9 и 15.7 г, т. е. они разнились между собой на 1.2 и 2.3 г. В дальнейшем веса молодых то выравнивались, то снова значительно расходились. Так, 25/XII, в возрасте 20 дней, молодые весили 30.8, 30.3 и 30.0 г, а 10/I —50.5, 50.5 и 41.5 г. 13/I меньший заболел (общая слабость, отказывается от корма), к вечеру пил молоко и в ближайшие дни был здоров; 5/II разница в весе достигла 15 г, а 9/II в возрасте 65 дней этот лемминг пал. При вскрытии обнаружены бляшки кокцидиоза на кишечнике. Менее крепкий, меньший по весу зверек оказался и наименее стойким к заболеванию, и его организм не справился даже с незначительным поражением кокцидиями.

Неравномерность роста молодых леммингов как в одном, так и в разных выводках не может не отразиться и на сроке полового созревания. Мы располагаем следующими данными. Самцы, родившиеся при клеточном содержании, делали попытки к спариванию в возрасте 54—57 дней. В возрасте 66 дней (зверек родился 4/XII) было зарегестрировано первое спаривание молодого самца со старой самкой. Но самка пропустовала. Следующее спаривание та же пара имела через 22 дня (самка родила), т. е. когда самец был в возрасте 88 дней. В дальнейшем от этого самца были получены еще пометы.

Другой самец из этого же выводка проявил половую охоту около двухмесячного возраста, но как производитель использован не был из-за недостатка самок.

Третий самец, родившийся 8/I, спаривался 8/V, т. е. в возрасте четырех месяцев. Другими наблюдениями мы не располагаем.

Относительно полового созревания самок у нас данных еще меньше. Единственная молодая самка была покрыта в возрасте четырех месяцев; до этого никаких признаков половой охоты она не проявляла.

Наблюдения над леммингами в неволе показали, что они не совсем безразлично относятся к разным особям другого пола. Неоднократно приходилось отмечать, что самка, только что с яростью кидавшаяся на одного самца и кусавшая его, спокойно подпускает к себе другого, облизывает его, и зверьки мирно сидят в одном домике.

Все эти «интеллектуальные» проявления значительно искажали представление о сроках наступления половой зрелости, так как комбинации пар у нас были ограничены, а более длительных наблюдений провести не удалось, потому что наш питомник был разорен крысами.

В тундре мы наблюдали довольно интенсивное размножение самок группы subadultus. Наименьший вес беременных (без веса эмбрионов) или кормящих самок был 39—42 г при длине тела 105—110 мм.

По размерам, состоянию линьки и особенностям черепа мы определяем возраст этих самок около двух месяцев. Так же как и у всех полевок (и некоторых других животных), размножение у леммингов начинается до наступления физической зрелости. Вполне взрослые особи достигают веса 80—90 г и имеют длину тела 120—140 мм. В группе senex встречаются лемминги до 120 г весом и до 155 мм длиной.

Размножающихся самок группы subadultus мы отлавливали в июне, июле и августе, т. е. в течение лета размножались молодые ранневесенних (март — апрель) и весенних пометов.

В различные годы молодые самки размножаются с разной интенсивностью. Так, летом 1941 г. 50% молодых самок участвовало в размножении, а за летний сезон 1942 г. всего только 10%.

Среди отловленных в весенне-летние месяцы самцов subadultus мы ни разу не обнаружили особей с вполне развитыми семенниками и наполненными семенными пузырьками. Повидимому, в природных условиях половое созревание самцов тормозится какими-либо факторами внешней среды. Возможно, что время наступления половой зрелости молодых особей совпадает с периодом прекращения размножения в связи с осенним похолоданием (конец августа — сентябрь), когда бо́льшая часть энергии организма расходуется на поддержание температуры тела, формирование зимнего волоса и т. д. В августе — сентябре мы отмечали уменьшение размеров семенников и семенных пузырьков у вполне взрослых самцов (группы adultus и senex).

Величина выводка. Число детенышей в пометах колеблется от 1 до 11. Число молодых в выводке зависит от возраста самки: молодые самки приносят детенышей меньше, чем вполне взрослые. Средняя величина выводка у самок subadultus в 1941 г. была равна 3.0; самки adultus имели 4.4 детеныша. Летом 1942 г. соответственные группы имели 3.6 и 4.2 детеныша (табл. 10, стр. 119).

У старых (перезимовавших) самок средняя величина выводка 5.7 (5.4 в 1941 г. и 5.8 в 1942 г.). Пометы в 9, 10, 11 молодых мы находили также только у самок этой группы; но вместе с тем у них часто встречаются малочисленные выводки в 2—3 молодых (табл. 10).

Исследуя величину пометов у самок с двумя генерациями, нам удалось установить, что число детенышей во втором помете несколько меньше, чем в первом (табл. 11). При составлении этой таблицы мы принимали во вни-

Таблица 10

Зависимость числа молодых от возраста самок

Возраст самок	Число детенышей											Среднее		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	общее	1941 г.	1942 г.
Subadultus . .	1	1	6	5	—	—	—	—	—	—	—	3.1	3.0	3.6
Adultus . . .	2	1	4	9	8	3	1	1	—	—	—	4.3	4.4	4.2
Senex	1	5	5	16	21	16	17	5	8	1	2	5.7	5.4	5.8

мание самок с пятнами на матке от двух пометов или самок с выводком и в то же время беременных и т. д.

Таблица 11

Изменение величины выводка в пометах у копытного лемминга

Возраст самок	Число детенышей									Среднее		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	общее	1941 г.	1942 г.
1-й помет *	1	1	5	4	4	10	5	2	3	5.4	4.7	5.6
2-й »	2	2	6	7	13	5	4	3	3	4.9	4.3	5.0
3-й »	—	3	1	1	—	—	—	—	—	2.6	2.5	3.0

То, что у вполне взрослых самок второй выводок, следующий вскоре после первого, бывает обычно меньше, отмечено нами также и у других полевок — обского лемминга, полевки Брандта.

У нескольких самок нам удалось установить по пятнам на матке третью беременность (за одно лето). Число эмбрионов третьего помета в среднем равно 2.6, т. е. значительно меньше среднего нормального выводка. Очевидно, тут уже сказываются возраст самки и истощение организма повторным деторождением.

В течение летнего сезона размножения происходит уменьшение величины выводков, суммарно для всей популяции. Наибольшая величина пометов у леммингов в 1941 г. отмечена в конце июня — начале июля: 5.1—5.2 детеныша. Во второй половине августа она упала до 3.5, а в начале сентября поднялась до 4.7, что соответствует увеличению выводка у подросших уже самок.

Летом 1942 г. величина выводка с июня по июль увеличилась с 4.6 до 6.1, а в августе уменьшилось до 4.8 в первой половине месяца и до 3.7 в конце его. В сентябре лемминги не размножались.

Интенсивность размножения леммингов может быть различна. Определение ее в разные годы имеет большое значение, так как этим обусловливается будущность популяции — увеличение или уменьшение количества зверьков.

Для определения интенсивности размножения часто пользуются вычислением средней величины выводка для всех размножающихся самок.

* Сюда включены лишь те самки, у которых отмечена и вторая генерация.

Такой способ не гарантирует точности, так как суммарные средние сглаживают различия в величине выводков у разных возрастных групп самок. Отличия в средней величине выводков у групп subadultus и senex достигают 2.4—2.2 детеныша (соответственно 3.0 и 5.4 в лето 1941 г. и 3.6—5.8 в 1942 г.). Следовательно, суммарное среднее зависит от того, в каких соотношениях находятся эти возрастные группы в размножающейся части популяции или даже в выловленной партии.

В 1941 г. средняя (с июля по сентябрь) величина выводка для всех самок была равна 4.5. В 1942 г. она равнялась 5.4 детеныша на самку (данные с июня по август).

Эти цифры отнюдь не могут характеризовать 1942 год как год наиболее интенсивного размножения. Во-первых, исследованием был захвачен весенний период 1942 г., когда в популяции абсолютно преобладали самки группы senex, с более крупными выводками; в 1941 г. отлов начался позднее, и эта группа почти выпала из наблюдений или же в ряде случаев самки уже имели снижение величины приплода.

Во-вторых, удельный вес данных о размножении молодых самок в материалах 1941 г. составляет 19.8%, а для 1942 г. всего 3.7%. Этим и объясняется столь значительная разница в величине среднего выводка за эти два года. При обработке материалов крайне важно учитывать действительную долю участия молодых самок в размножении.

Выше я уже указывала, что летом 1941 г. 50% молодых самок принимали участие в размножении (12 из 24), а в 1942 г. среди 40 молодых самок было только четыре имевших пометы (одна в начале июня, одна в августе и две в сентябре, кормящие).

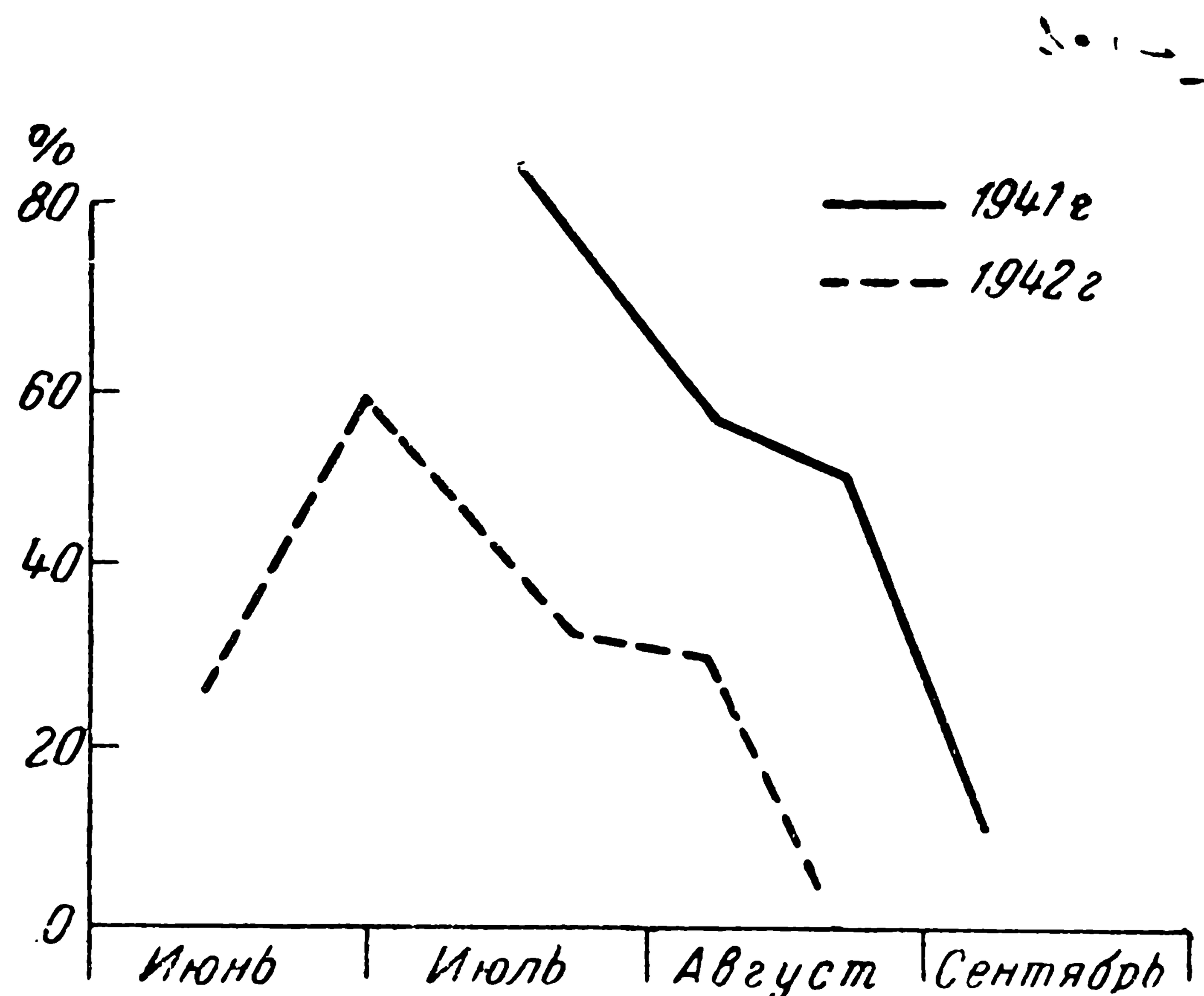
Несомненно, на вступление в размножение молодых самок оказывают влияние какие-то условия внешней среды, тормозящие или стимулирующие половое созревание их. Выяснить эти условия было бы очень важно, так как размножение значительного числа молодых самок увеличивает воспроизводительную деятельность популяции во много раз.

Прежде всего необходимо установить, различалось ли в эти годы размножение других групп самок, одинакова ли была продолжительность периода размножения и т. д.

	1941 г.	1942 г.
Начало размножения	Середина — конец июня	Середина июня
Конец размножения	1-я половина сентября	1-я половина августа
Продолжительность периода размножения	3 мес.	2 мес.
Холостых самок adultus	Не было	Не было
Размножающихся subadultus	50%	10%
Самок с двумя пометами	45%	45%
» с тремя »	6%	2.8%
Число молодых в выводке (в среднем):		
Subadultus	3.0	3.6
Adultus	4.4	4.2
Senex	5.4	5.8
Среднее по всем группам	4.6	5.4
Число молодых в 1-м помете	4.7	5.6
То же, во 2-м помете	4.3	5.0
% самок subadultus от всех размножающихся самок	54	4.8

		(1-я половина июня)
Максимальная величина среднего выводка (2-я половина июля — августа)	5.2	6.1
Отношение самцов к самкам	1 : 2.6	1 : 1.5

Из приведенного сравнения видно, что наиболее резкие отклонения были в интенсивности размножения молодых самок. Число размножающихся самок в этой группе в 1941 г. достигало 50%, а в 1942 г. упало до 10% (фиг. 9). В тесной связи с этим явлением находится и продолжительность периода летнего размножения, затянувшегося в 1941 г. до начала сентября. Следовательно, летнее размножение длилось около трех месяцев (с начала июня до начала сентября). Все остальные показатели оставались, примерно, одинаковыми.



Фиг. 9. Процент беременных самок копытного лемминга

Значительный интерес представляет то обстоятельство, что летом 1942 г. средняя величина выводка была не ниже, чем в предыдущем году. В группе adultus средний выводок был равен 4.4 и 4.2; у самок senex — 5.4 детеныша в 1941 г. и 5.8 в 1942 г. Следовательно, увеличение плотности населения (а оно было значительным) не оказало угнетающего влияния на размножение вполне взрослых самок. Даже, наоборот, большое число самок и малое участие в размножении молодых самок были причиной большей величины среднего выводка по всем группам в целом (4.6 в 1941 г. и 5.4 в 1942 г.). В 1942 г. размножение взрослых самок прекратилось в начале августа; в течение второй половины августа и в сентябре мы не отметили ни одной беременной самки.

Следовательно, можно предположить, что какие-то факторы ограничивали интенсивность размножения копытных леммингов в летние и осенние месяцы 1942 г.

Интересно сопоставить данные о величине особей **subadultus** в эти месяцы за разные годы (табл. 12).

Таблица 12

Вес леммингов (длина тела 100—110 мм)

Время взвешивания	1941 г.				1942 г.			
	Число особей	Вес, г			Число особей	Вес, г		
		средний	максим.	миним.		средний	максим.	миним.
1—15/VIII . . .	22	47.7	67	32	9	33.7	62	31
15—31/VIII . . .	10	49.3	68	32.7	19	33.2	54	34
1—20/IX	15	46.5	71.5	35.6	29	39.3	50	28

Из табл. 12 видно, что вес молодых (subadultus) леммингов в августе — сентябре 1941 г. значительно превышал размеры особей этой группы в те же месяцы 1942 г.

Наименьший вес размножающейся самки subadultus 39—42.0 г. Следовательно, в основной массе молодые лемминги в 1942 г. не доросли до размеров, при которых возможно размножение самок этой группы.

Из этих данных можно вывести заключение, что какие-то факторы действовали угнетающе не непосредственно на размножение, а через ухудшение условий существования, вызвавшее замедление роста молодых зверьков. Выяснить природу этих факторов нам не удалось; для разрешения этой проблемы необходимо комплексное изучение всех условий обитания населения тундры, что не под силу одному исследователю.

Во всяком случае раннее прекращение размножения не было связано с увеличением зараженности леммингов ленточными глистами (табл. 13).

Таблица 13

Зараженность копытных леммингов ленточными глистами*

Время исследования	1941 г.				1942 г.			
	subadultus		adultus		subadultus		adultus	
	Всего	% зараженных	всего	% зараженных	Всего	% зараженных	Всего	% зараженных
1/VI—15/VII . . .	—	—	—	—	12	25	40	62.5
16/VII—1/IX . . .	12	16.6	12	93.3	50	8.0	47	51.0

Из табл. 13 видно, что в год максимальной плотности (1942) процент зараженных особей был меньше, чем в предыдущее лето. Вероятно, это может быть связано с более сухим и жарким летом 1942 г.

Несомненно, что условия, сделавшие возможным раннее созревание молодых самок, способствовали также удлинению периода размножения и старых особей, так что обе группы самок размножались в сентябре 1941 г. Этим и было обусловлено обилие зверьков в следующем, 1942 г.

Ограничение размножения молодых леммингов и меньшая продолжительность периода размножения взрослых особей летом 1942 г. привели к тому, что уже в июле закончилось восстановление популяции леммингов, в то время как уничтожение их хищниками продолжалось с возрастающей интенсивностью. Это вызвало падение численности леммингов, заметное уже в осенние месяцы 1942 г.

Зимой зверьков продолжали уничтожать песцы, горностаи, хорошо размножавшиеся в годы обилия леммингов. Возможно, что среди леммингов появились какие-либо эпизоотии, не замеченные нами (раньше

* Копытные лемминги часто заражены кокцидиями, образующими зернистые, выпуклые образования (бляшки) на стенках кишечника. Ленточные глисты встречаются в основном у взрослых особей (табл. 13) и реже у молодых (subadultus). Определение паразитов не было сделано. Виды глистов не идентичны таковым у обского лемминга; обычно это длинные (6—8 см), тонкие (до 2 мм) черви, локализующиеся в тонких кишках, по нескольку штук.

мы изредка находили леммингов с бубонами на подчелюстных и околоушных лимфатических железах). Критический весенний период также оказал влияние на сокращение популяции, и в июле 1943 г. В. И. Осмоловская отметила лишь единичные следы пеструшек в Ныдинской тундре. Уменьшение численности леммингов наблюдалось по всему Ямальскому п-ову.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Резюмируя наши данные о биологии копытного лемминга, следует выделить следующие характерные для этого вида особенности:

1. Копытный лемминг наиболее охотно заселяет моховую тундру средней увлажненности.

2. Открытые пространства возвышенной лишайниковой тундры обычно им не заселяются.

3. В годы массовой численности расселяющийся молодняк занимает участки возвышенной тундры вблизи низинных мест, где происходило в основном размножение.

4. Численность копытного лемминга наиболее высока в средней части п-ова Ямала — в типичной и кустарниковой тундре. В арктической тундре он встречается реже, чем обский лемминг.

5. В течение года копытные лемминги совершают незначительные передвижения. Осенью происходит стягивание к местам зимовок—на склоны холмов, в низины, а весной лемминги уходят с зимовочных участков на освобождающуюся от снега тундру. Передвижения эти мало заметны и не имеют характера «перекочевок»; они совершаются в растянутые сроки отдельными особями, в зависимости от условий их обитания.

6. Обитая в разнообразных участках тундры, лемминги используют для норения и устройства гнезд естественные убежища (трещины, пустоты в моховых кочках и т. д.) или роют несложные норы с 1—2 выходами. Норы обычно также приурочены к трещинам почвы и к углублениям с более обильным ерником.

7. Пища копытного лемминга довольно разнообразна и изменяется по сезонам. Летом основу составляют зеленые части растений (листья ив, ерника, голубики, брусники, осок, разнотравья), осенью и зимой преобладают грубые корма — кора кустарников (ерник, ивы), а из зеленых кормов — листья брусники.

Кормясь вне норы, лемминги используют естественные убежища, передвигаясь по трещинам, заросшим ерником, скрываясь в щели и пустоты под корнями. Система поверхностных дорожек и кормовых защитных нор у этого вида отсутствует.

8. Размножаются лемминги в основном в весенне-летние месяцы (июнь—август). Зимнее размножение в подснежных гнездах происходит в феврале — марте и идет с меньшей интенсивностью, чем у обского лемминга. Весенний перерыв в размножении (апрель — май) вызывается отсутствием убежищ и, вследствие разнообразия занимаемых стаций, наблюдается у леммингов из разных местообитаний разновременно. Повидимому, этот перерыв наиболее короток в части популяции, зимующей в мощных пластах снега на склонах, где зимние гнезда сохраняются дольше и используются для вывода детенышей в апреле и мае.

9. Образование увеличенных зимних когтей с утолщенной ороговевшей подушечкой пальца (на III и IV пальцах передних ног) служит приспособлением к прокапыванию плотного тундрового снега.

В течение зимы происходит смена зимних когтей. В развитии «копытец» имеет несомненное значение «механическая тренировка» — при рытье твердого снега. При отсутствии возможности рыть когти развиваются медленнее.

10. Белая окраска шерсти в зимнее время наблюдается не у всех леммингов. В течение зимы более густой, длинный и пышный мех может быть окрашен очень разнообразно — от светлопалевого (смешанные рыжие и белые волосы) и серого до рыжего.

Опушенность лап копытного лемминга более значительна, чем обского, и более постоянна. В летнее время подошвы также покрыты густыми волосами, и мозоли не заметны.

11. Величина пометов у копытного лемминга небольшая. Вполне взрослые самки (adultus и senex) приносят в среднем 4.2—5.8 детеныша. У самок subadultus средний выводок — 3.6 детеныша на самку.

12. В год пика численности у этого лемминга наблюдается раннее прекращение размножения. В годы невысокой численности размножение тянется до сентября, в основном за счет молодых особей.

13. Участие молодых самок в размножении в разные годы изменяется от 10 до 50% размножающихся самок в группе subadultus. Интенсивность размножения молодых особей имеет большое значение в нарастании численности популяции.

ЭКОЛОГИЯ ПОЛЕВКИ МИДДЕНДОРФА
MICROTUS MIDDENDORFFI POLJAK

Полевка Миддендорфа расселена по тундре широко, занимая значительные площади в южной части полуострова и распространяясь далеко на север. Северный предел ее ареала на Ямале до сих пор не известен. Мы имеем данные о нахождении ее в желудках песцов из района Се-яхи (70° с. ш.). Непосредственными наблюдениями установлены довольно значительная плотность полевки Миддендорфа на правобережье р. Юрибея (по притокам Несуты-яхи, Палхатун-то-се — 69°15' с. ш) и повсеместное заселение ею подходящих стаций водораздельной тундры между Юрибеем и оз. Ярро-то (р. Хуты-яха, оз. Ямбу-то, Луца-то). Этот зверек заселяет участки, отличающиеся значительной влажностью и наличием необходимых кормовых растений. Поэтому при довольно широком распространении полевки в тундре она распределяется по территории неравномерно. Основными стациями ее служат заболоченные моховоерниковые (с преобладанием сфагнумов) участки равнинной тундры, низинные осоковые болота. На высоких водоразделах эта полевка заселяет со значительной плотностью дерновинно-пушицевую тундру.

Наиболее многочисленна эта полевка в южной части полуострова, где мы наблюдали ее на низком заболоченном водоразделе между рр. Тарчедой и Танловой (левые притоки р. Щучьей) и на высоком водоразделе между рр. Щучьей и Хе-яхой.

На Сопкае полевки было немного; в основном она обитала в понижениях между отдельными холмами и в долине р. Щучьей.

Обследуя широкую территорию полуострова к северу от оз. Ярро-то до правых притоков р. Юрибея (в нижней трети его течения), мы нигде не встречались с обилием полевки Миддендорфа. Вместе с тем присутствие ее было отмечено в большинстве подходящих участков. Повидимому, в северных частях полуострова эта полевка нигде не достигает значитель-

ной плотности, что связано с уменьшением площади типичных для ее поселений участков. Там, где подходящие стации занимают обширную площадь, численность полевок значительно повышается, и они сплошь занимают эти участки, тогда как в других районах бывают только вкраплены в отдельных местах тундры.

Обильное заселение обширной территории полевкой Миддендорфа мы наблюдали в высокой тундре юго-западного берега оз. Ярро-то. Здесь, на широком пятне дерновинно-пушицевой тундры (через которую мы ехали на нартах несколько часов), полевка была преобладающим видом среди мелких грызунов и заселяла этот участок с большой плотностью.

Несомненно, что в годы повышения численности полевка Миддендорфа может значительно расширять участки своего обитания и занимать широкую территорию, расселяясь по мохово-ерниковой тундре. В годы сокращения численности она сохраняется в отдельных, узко ограниченных местах с оптимальными условиями, разбросанных всюду в тундре как по долинам рек, так и на пологих равнинных водоразделах.

В течение всех времен года полевки не меняют обитаемых ими участков, используя незначительные изменения микрорельефа в периоды изменений условий обитания.

Полевки заселяют низинные участки тундры (понижения с осоковыми мочажинами) или участки с значительными неровностями микрорельефа (пушицевая тундра с обилием кочек — дерновин на водоразделах), где зимой залегает довольно глубокий, не сдуваемый ветрами снежный покров, защищающий полевок от суровых зимних температур и действия ветра.

Под снегом сохраняется большое количество зеленых растений (главным образом осок и пушицы), служащих зимней пищей для полевок наряду с запасами корневищ, натасканными в норы с осени.

С выпадением достаточно глубокого снега полевки устраивают в его толще гнезда из стеблей и листьев осок и пушицы. Очень часто гнезда бывают приподняты под землей и помещаются на веточках ерника, ивняка на высоте 20—30 см. Эта особенность, отмеченная еще К. К. Флеровым (1933), характерна для полевки Миддендорфа и связана с обитанием в низинных местах, куда весной стекает талая вода, заливающая гнезда, построенные на земле. Нам приходилось наблюдать поселения полевок Миддендорфа в весеннее время, когда бо̀льшая часть обитаемого ими участка была залита водой или заполнена мокрым снегом. Полевки оставались на месте, кормясь по отдельным «островкам» — кочкам и находя убежища в зимних гнездах, построенных в кустах ерника. Гнезда эти уже освободились от снега и были совершенно сухи.

Стремление к устройству подснежных гнезд на некоторой высоте выражено у этого вида настолько, что полевки используют даже искусственные повышения. Так, в Катравоже, на лисьей ферме, гнездо было устроено на вольерной сетке, высотой 70 см, в толще снежного сугроба.

В зимние месяцы полевки выходят на поверхность снега чаще, чем лемминги. В конце ноября следы полевок были еще многочисленны; зверьки выходили кормиться к дерновинам пушицы, еще не засыпанным снегом.

В течение всей зимы местообитания полевок Миддендорфа можно обнаружить по ходам-отдушинам, ведущим к их подснежным постройкам. Отверстия отдушин располагаются по 2—3 на одной системе нор; возле отдушин обычно видны пятна мочи и экскременты полевок. Поверх-

ностных цепочек следов на снегу полевки не оставляли, и вряд ли они продвигаются по снегу даже на небольшие расстояния.

Происходит ли в зимнее время подснежное размножение этих полевок, мы не знаем. Непосредственных наблюдений у нас не было, в желудках песцов молодых полевок мы не находили, а весенний отлов был не настолько обилен, чтобы осветить состояние и состав популяции за зимние месяцы.

Зима изменяет условия существования леммингов и полевок и создает новые взаимоотношения между этими зверьками и питающимися ими хищниками. Зимой возрастает кормовое значение полевки Миддендорфа для основного хищника и промыслового зверя тундры — песца.

В летнее время полевки редко становятся добычей песца. Так, по материалам автора и В. И. Осмоловской, полевки (преимущественно Миддендорфа, вместе с незначительным количеством узкочерепной) составляли всего 9.4% среди 342 остатков мелких грызунов, собранных у песцовых нор. В зимнем питании песцов того же района (озера Ямбу-то, Нар-ме) встречаемость группы полевок возросла до 24.0%.

В южной части полуострова (Кучерук, 1940) полевка Миддендорфа составляла более четверти грызунов, добываемых в зимнее время песцом.

Повидимому, особенности зимнего обитания не дают полевкам тех оптимальных условий защиты от врагов, которые они находят в летнее время. Основной прием защиты у полевки — быстрый бег по сложной системе поверхностных и подземных ходов — зимой не достигает цели. Питаясь в значительной мере своими запасами или выедая под снегом растительность на ограниченных участках, полевки не имеют зимой разветвленной системы подснежных ходов. Оба лемминга несравненно более, чем полевки, приспособлены к раскапыванию твердого снежного покрова тундры, обладая сильными лапами с утолщенными когтями. Их подснежные ходы имеют довольно сложное строение.

Кроме особенностей биологии самих грызунов, большое значение имеют условия их обитания, определяющие различия в доступности жертв для хищников. Лемминги, составлявшие летом основу питания песца, зимой находятся под защитой больших снежных наносов — в понижениях со значительной сомкнутостью ерников и на склонах, где высота снега достигает 100—120 см. Полевка Миддендорфа занимает более открытые участки заболоченной тундры с малым развитием кустарничков. Снег здесь ложится ровным слоем, не образуя высоких наносов.

При одиночном характере зимовки леммингов и колониальности полевок, собирающихся в густо заселенные пятна, увеличивается продуктивность охоты песца именно за полевками.

Весна для полевки Миддендорфа, так же как и для большинства представителей подсем. Microtinae, — трудное время, когда зверьки лишаются части убежищ и подвергаются действию неблагоприятных метеорологических факторов.

Яркое весеннее солнце, в конце мая уже круглосуточно освещающее тундру (68° с. ш.), растапливает снег на вершинах холмов и увалов. Талая вода, стекая по склонам в низины, пропитывает снег. Подснежные гнезда полевок намокают и теряют значение убежищ. Сохраняется лишь часть гнезд, устроенных в кустиках ерника или багульника, имеющая значение для ограниченного числа полевок.

По мере дальнейшего стаивания снега, продолжающегося до середины июня, низинные участки тундры все более наполняются водой, подолгу застаивающейся здесь, так как под плотным слоем мха почва не оттаивает

и вода не просачивается в нижележащие слои. Большинство участков, заселенных полевкой Миддендорфа, оказывается в той или иной степени залитыми водой. Зимние убежища исчезли, а устройство новых невозможно, так как земля долго не оттаивает, а сфагновые кочки пропитаны водой. Заселение прошлогодних нор тоже неосуществимо: почва долго не оттаивает, в ходах задерживается вода, полностью затопляя их и образуя ледяные пробки. При оттаивании суглинки расползаются и норы полевок совершенно заплывают.

Вода и отсутствие убежищ вытесняют полевок из обжитых мест и заставляют зверьков выискивать более сносные условия обитания в этот критический период.

В лучшем случае, при быстрой и теплой весне, эта «бездомность» продолжается несколько дней, и полевки легко находят себе пристанища в обсыхающих участках тундры. Наилучшие условия представляет в это время дерновинно-пушицевая тундра. Высокие дерновинки с султанами пушицы и свисающими сухими стеблями дают хорошее убежище полевкам, скрывая их от хищников и защищая от намокания и резких метеорологических воздействий. Мы уже упоминали, что после холодной и многоводной весны 1939 г. полевки сохранились преимущественно в пушицевой тундре (р. Щучья).

В моховой тундре с ерничком полевки укрываются под веточками березки, пытаются рыть новые норы, но, раскопав верхний оттаявший слой почвы, уже на глубине 4—5 см наталкиваются на мерзлоту. В подобных участках в это время полевки легко становятся добычей хищников. Мы неоднократно находили в такой обстановке полевок, пойманных, но недоеденных канюками, постоянно охотившимися над участками, заселенными полевками.

Эффективность охоты четвероногих хищников в этот период резко возрастает, и наш фокстерьер без труда добывал полевок, пытавшихся скрыться в недорытых ходах, причем обычно им удавалось спрятать только переднюю часть туловища.

Поверхностные дорожки полевок весной часто залиты водой, но мы неоднократно наблюдали, как зверьки быстро пробегали по ним и даже проплывали небольшие расстояния, перебираясь на сухие участки в поисках убежищ и корма. Однажды, в начале июня, пришлось натолкнуться на небольшую колонию полевок, расположенную в середине разлившегося ручья. Несмотря на то, что кругом гнезда, помещавщегося в кусте ерника и потому сухого, журчала вода, полевки прожили здесь все время паводка, продолжая обитать и после спада воды. Кормились они на отдельных, свободных от воды кочках, добираясь к ним вплавь.

Приспособленность полевки Миддендорфа к обитанию в крайне сырых участках имеет большое значение при переживании неблагоприятных весенних условий, выражающихся прежде всего в значительной влажности. Летние местообитания полевок обычно также очень сыры; нередко ходы, идущие под слоем сфагнума, наполнены водой, а из сфагнума выжимается вода. Часть поверхностных кормовых дорожек и в летнее время бывает покрыта водой.

Вероятно, полевки Миддендорфа обладают высокой стойкостью против переохлаждения, и изучение их терморегуляции дало бы интересные материалы о выносливости этих полевок, способствующей существованию в столь суровых условиях.

Все же, повидимому, именно весенний период оказывает решающее влияние на сохранение популяции. Так, суровая и затяжная весна 1938 г.

с возвратами холодов и гололедицей ликвидировала обильные поселения этой полевки в районе р. Щучьей. Свидетелями высокой численности полевок, отмеченной В. В. Кучеруком осенью 1937 г., были только оставленные ими зимние гнезда; в течение всего лета 1938 г. мы не отметили восстановления численности полевок.

Летом эти грызуны населяют верховые и низинные болота, участки дерновинно-пушицевой и мохово-ерниковой тундры. Местообитания полевки Миддендорфа отличаются высоким уровнем вечной мерзлоты и значительной влажностью. В более сухой водораздельной пушицевой тундре колонии полевок приурочены обычно к небольшим мочажинам. Они хорошо обнаруживаются по сложной сети поверхностных кормовых дорожек, идущих по радиусам от основной норы на расстояние 15—20 м.

Всюду под кустиками ерника, в моховых кочках полевки проделывают еще и короткие защитные норы. В пушицевой тундре очень характерны «кольцевые ходы», идущие вокруг дерновинок пушицы. Здесь под защитой свисающих стеблей и ветоши многочисленны кормовые столики полевок.

Нередко сбоку кочек, иногда между двумя близко стоящими дерновинками, устраивается и гнездо для выкармливания молодых. Оно в таком случае приближается к типу «поверхностных» и укрыто лишь густым слоем отмерших листьев и стеблей пушицы. Эта своеобразная черта — расположение гнезд вне норы — стоит в связи с условиями обитания на крайне сырых участках тундры. Норы полевок Миддендорфа идут на небольшой глубине (10—12 см), часто лишь в поверхностном слое мха или же между мхом и оторфованным нижним слоем. Ходы идут горизонтально; углублению их препятствуют высокое поднятие мерзлоты и обилие влаги. Обычно в моховой тундре гнезда находятся в подушках мха недалеко от поверхности. Часто и здесь они сыреют, намокают, и, повидимому, этим объясняется большое количество пустующих гнезд, встречающихся в колониях. Температура в сырых полевочьих норах летом редко поднимается выше 9°.

Размножение полевок происходит в весенне-летние месяцы. В 1942 г. первая беременная самка поймана 7/VI. Выход на самостоятельную кормежку значительного количества молодняка наблюдается в начале июля.

В конце августа размножение прекращается, и полевки приступают к запасанию кормов. Начинается усиленная роющая деятельность, и у выходов нор появляются выбросы, состоящие в основном из сфагнума. Кладовые представляют расширенные ходы, также неглубоко лежащие. В эти расширения полевки затаскивают до нескольких килограммов корневищ осок и пушицы, служащих им основным кормом и в течение других сезонов.

Эти запасы с жадностью поедаются оленями, и осенью на местах выпасов оленьих стад видны многочисленные разоренные ими колонии полевок, так что мы после прохождения стада не могли найти колоний с уцелевшими запасами.

Осень с наступающими заморозками не вносит существенных изменений в строение колоний полевок Миддендорфа. До выпадения снега зверьки держатся в старых норах. Сфагнум промерзает, но ходы прекрасно сохраняются. Довольно долго при снеге полевки выходят на поверхность для кормежки, и короткие цепочки их следов можно увидеть около дерновинок пушицы или в осоковых мочажинах еше в конце ноября.

В кратком описании биологии полевки Миддендорфа мы старались подчеркнуть следующие особенности этого вида:

1. Обитание в сырых, болотистых участках верхового и низинного типа.

2. Распространение по территории полуострова, по крайней мере до 70° с. ш., причем обитание внутри этого ареала оказывается мозаичным и приурочено к отдельным площадям подходящих стаций.

3. Неглубокие норы, характерные для полевки Миддендорфа, идут по границе мохового покрова и подстилающего торфяного горизонта; они постоянно влажны.

4. Гнезда для выкармливания детенышей располагаются в моховых подушках или вне норы, на поверхности почвы, под укрытием пушицевых и осоковых дерновин.

5. Зимние гнезда часто устраиваются на кустарничках, на высоте 20—30 см, что спасает полевок от весеннего затопления.

6. Весной размножение начинается после таяния снега, в начале июня; величина выводков колеблется от трех до девяти, в среднем бывает шесть детенышей.

7. В кормовом отношении полевка Миддендорфа имеет меньшее значение для песца, чем оба вида леммингов, но добывается им чаще, чем узкочерепная полевка.

8. В зимнее время песец добывает полевок больше, чем летом, и при миграциях песца в южную часть полуострова полевки имеют существенное значение в рационе этого хищника.

ЭКОЛОГИЯ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ (*STENOCRANIUS GREGALIS MAJOR* OGN.)

Из группы серых полевок узкочерепная наиболее развита на Ямале. Северная граница ее распространения точно не выяснена. Известны экземпляры с фактории Тамбей (Цецевинский, 1940) и из районов рек Мороды-яхи и Се-яхи (сборы Б. М. Житкова). Проникая к северу до 72° с. ш., узкочерепная полевка занимает резко ограниченные участки тундры, придерживаясь в основном речных долин. В пределах последних наиболее заселенными оказываются самые берега реки — заливные луга, приречные ивняки и крутые склоны, бровка коренного берега. В заболоченных местах, занимающих значительную часть речных долин, мы этой полевки не встречали. В открытые участки тундры, не связанные с рекой, узкочерепная полевка выходит редко. Но мы добывали ее на берегах озер в мохово-ерниковой ассоциации на главном водоразделе Ямала, на 68° с. ш., и на возвышенности Сопкей.

Пологие склоны берегов, заливаемые весенней водой, покрыты пышной злаковой растительностью. Здесь встречаются *Festuca ovina*, *F. rubra*, *Calamagrostis* sp. sp. — несколько видов, *Poa alpigena*, *Deschampsia arctica*, *Arctophyla fulva*. Почти наравне со злаками встречается поповник (*Chrysanthemum bipinnatum*). Нижний ярус заливных лугов занят хвощом (*Equisetum arvense*), растущим редкими, одиночными экземплярами. В зоне заливного луга обычно располагаются отдельные небольшие кустики ивняка, увеличивающиеся в своих размерах по мере удаления от реки. Проективное покрытие на заливном лугу очень велико, — местами оно достигает 80%.

Обычно зоне заливного луга со стороны реки предшествует полоса хвоща, образующего низкий густой «войлок». На тех частях отмели, где происходит сильное выдувание песка ветром, хвощ погибает, засыпаемый двигающимся с отмели песком.

В зоне хвоща во время экспедиции 1937 г. (р. Щучья, август) было обнаружено значительное число обитаемых нор узкочерепной полевки. В 1938 г. заселение зоны хвоща отмечено не было (р. Паюта).

На заливных лугах число нор полевок не велико. Наиболее часты здесь норы кормового или защитного типа, расположенные у кормовых дорожек. Постоянно обитаемые гнездовые норы встречаются редко и приурочены обычно к кустикам ивняка.

За зоной заливного луга следует зона кустов ивняка (*Salix* sp.), иногда достигающих метра высоты и более. Травянистый покров состоит здесь из хвоща, нескольких видов злаков и поповника. Весенняя вода заливает и эту зону. Норы большой узкочерепной полевки представлены здесь сложными системами с большим числом ходов и камерами и обычно располагаются на небольших возвышениях.

С наибольшей плотностью заселяются полевками небольшие гривки, ледующие за полосой ивняка.

Эти незначительные повышения лежат за пределами максимального затопления весенней водой и используются полевками для устройства гнездовых нор. Значение незатопляемых участков в биологии *Stenocranius gregalis major* очень велико и наглядно иллюстрируется тем, что не только эти гривки оказываются наиболее заселенными, но и прилегающие к ним участки затопляемой полосы в течение лета заселяются с большей плотностью, нежели удаленные от незатопляемых гривок.

Норы полевок расположены в один ряд по краю гривки, обращенному к реке. От нор отходит сеть кормовых дорожек, идущих через ивняк в зону заливного луга. Небольшое число дорожек идет также и через гривку во вторую полосу ивняка. Эти дорожки в летнее время мало посещаются. Они используются, повидимому, весной, когда к гривке со стороны реки подходит вода, заливающая кормовые участки луга.

Выброшенная при постройке норы земля образует порядочные холмики (больше метра в диаметре), по которым легко обнаружить присутствие здесь норы. На этих холмиках обычно развивается характерная растительность из злаков и поповника. Часто на них появляется полынь (*Artemisia Tilesii*).

Растительность, появляющаяся на выбросах, достигает пышного развития и резко выделяется на фоне окружающего покрова.

Как велико различие между растительностью, появляющейся на выбросах из норы, и растительностью ненарушенных участков, окружающих нору, видно из следующих сравнений.

Песчаная гривка		Выбросы из норы	
Нора № 1			
Arctous alpina	cop_2	Злаки (высота 30—50 см)	cop_1
Empetrum nigrum	cop_3	*Chrysanthemum bipinnatum*	cop_{2-3}
Equisetum arvense	cop_3	*Salix*	cop_3
Злаки (высота 20—30 см)	sp.	Злаки (на выбросах сочные, темнозеленые)	
Salix	cop_3		
Проективное покрытие	40%	Проективное покрытие	70%
Нора № 2			
Arctous alpina	cop_3	Злаки (высота 20—30 см)	cop_1
Empetrum nigrum	cop_1	*Chrysanthemum bipinnatum* (высота 20 см)	cop_1
Злаки (высота 20 см)	sp.		
Salix (высота 15 см)	cop_3	Проективное покрытие	60%
Проективное покрытие	30%		

Нора № 3

Arctous alpina	cop$_2$	Злаки (высота 50 см)	cop$_1$
Empetrum nigrum	cop$_2$	*Chrysanthemum bipinnatum* (высота 20 см)	cop$_2$
Злаки	sp.	*Stellaria* sp.	cop$_3$
Ивняк	cop$_3$		
Проективное покрытие	20%	Проективное покрытие	80%

На более низких частях гривка зарастает злаками, поповником и хвощом со стороны заливного луга. Здесь растительность выбросов выделяется своей густотой, высотой и сочностью.

Нора № 4, в зоне ивняка

Злаки (высота 30 см)	cop$_2$	Злаки (высота 50 см)	cop$_1$
Equisetum arvense	cop$_1$	*Chrysanthemum bipinnatum* (высота 40 см)	cop$_2$
Проективное покрытие	30%	*Artemisia Tilesii*	sol.
		Проективное покрытие	60%

Нора № 5, у границы ивняка и заливного луга

Злаки (высота 30—35 см)	cop$_3$	Злаки (высота 60 см)	cop$_1$
Проективное покрытие	40%	Проективное покрытие	80%

Нора № 6

Злаки (высота 30 см)	cop$_3$	Злаки (высота 50 см)	cop$_1$
Equisetum arvense	cop$_2$	*Chrysanthemum bipinnatum* (высота 30 см)	cop$_2$
Chrysanthemum bipinnatum	cop$_2$	Проективное покрытие	60%
Проективное покрытие	50%		

Появление группы растений, характерное для выбросов, обусловлено рассеиванием полевками семян растений, приносимых для запасов. Удобренная остатками пищи и экскрементами полевок, хорошо разрыхленная почва, в совокупности с лучшими условиями аэрации и освещения, обеспечивает пышное развитие растительности.

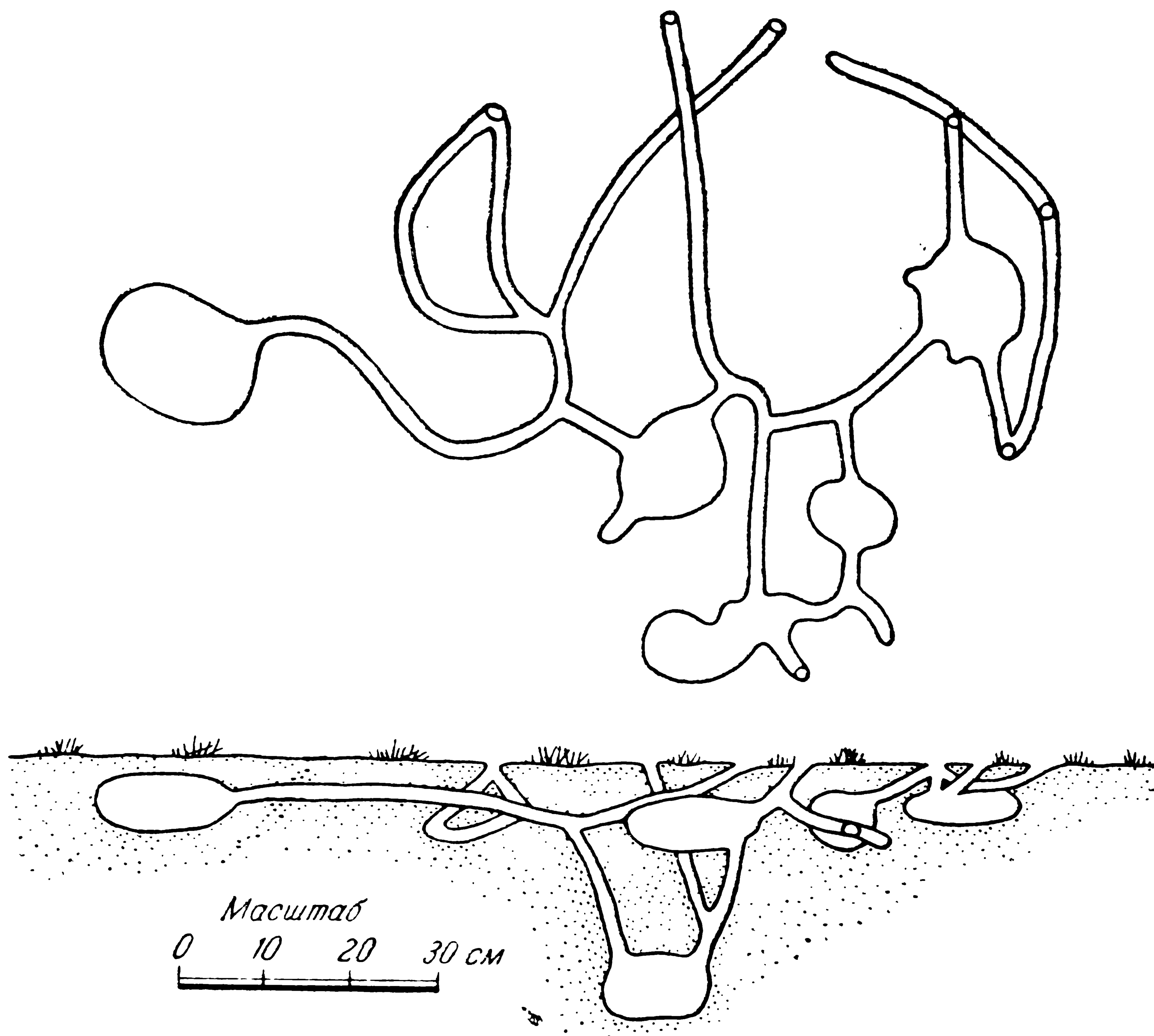
Характерные для выбросов растения являются пионерами в заселении видоизмененных почв (в основном аллювиальных наносов). Таким образом, деятельность полевок способствует их продвижению и расширению занимаемых ими участков. Интересно отметить, что растения, занимающие выбросы, полевками не поедаются, хотя наблюдения за содержащимися в садке зверьками показали, что те же виды поедаются очень охотно.

Кроме описанного влияния полевок на растительность, необходимо отметить и другую сторону их деятельности. Устраивая свои обширные камеры под кустами ивняка, полевки перегрызают корни кустарников и уничтожают значительное количество их. При раскопке нор нам приходилось находить в почве остатки древесных корней там, где от кустов на поверхности уже не осталось никаких следов (р. Паюта, оз. Ямбу-то р. Хе-яха).

Не менее характерное, чем вышеописанное, местообитание узкочерепных полевок — склоны коренного берега и отдельных возвышенностей в долине реки. Склоны коренного берега, на котором нам приходилось отмечать *Stenocranius gregalis major*, представляли собой высокие,

до 15—20 м, крутые обрывы, поросшие хвощом, полынью, поповником и злаками. Очень типично для них присутствие княженики (*Rubus arcticus*). Нередко встречаются здесь щавель (*Rumex* sp.) и чемерица.

Норы узкочерепной полевки располагаются по всему склону и представлены сложной системой подземных ходов и поверхностных дорожек, идущих преимущественно вдоль склона (фиг. 10).



Фиг. 10. Нора узкочерепной полевки

Подземные ходы идут в глубину и соединяют норы различных ярусов. Здесь также можно отметить более обильное развитие растительности на выбросах из нор. Типичных для плакорных условий холмиков здесь не образуется, так как значительная часть выброшенной земли (в основном песок) рассыпается по склону.

Заселяемые полевкой отдельные возвышенности в долине реки мало отличаются от склонов коренного берега. Обычно это гидролаккиты с обильным покровом из злаков, поповника, полыни и княженики. На вершине часто помещается гнездо хищника (совы, канюка); нередко здесь же устраивает свои норы песец.

Из всех тундровых полевок узкочерепная наиболее требовательна к условиям норения. Устройство обширных подземных нор с глубокими кладовыми, характерных для этого грызуна, возможно только там, где деятельный слой почвы имеет достаточную мощность. Такие условия, а также необходимые кормовые растения встречаются по берегам рек. Поэтому участки, занятые узкочерепной полевкой в тундре, имеют вид узких лент, тянущихся вдоль речных систем и лишь изредка вкрапленных в открытую тундру.

Норы, расположенные на высоких, сухих участках, имеют много входов (до 30—40); подземные галлереи идут на глубину до 80 см, нередко в два яруса. Для этих нор характерно наличие нескольких камер большого объема — как гнездовых, так и для хранения запасов. Население в подобных норах-колониях в летний период очень велико, до 20 экземпляров. Состав его обычно разновозрастный. Например, в одной норе было поймано: взрослых, каждый весом более 40 г, один самец и две самки; молодых, весом от 15 до 25 г, шесть экземпляров; весом в 6—7 г — четыре. Характерно, что в подобных норах-колониях обычно живет несколько взрослых размножающихся самок; нами было отмечено до четырех в одной норе. От подобных сложных нор-колоний, преимущественно в зону, заливаемую вешними водами, идет значительное число поверхностных дорожек, часто прерываемых незначительными подземными коридорами. Длина этих дорожек более 20—30 м. Поверхностные дорожки обычно заканчиваются в кустах ивняка, где имеются кормовые столики и весьма просто устроенные (без камер) норы. В зимнее время полевки редко покидают нору, питаясь запасами корневищ астрагала, стеблями и корнями голубики и головками хвоща.

Хорошая защищенность нор и свойственные этой полевке быстрота передвижения и увертливость затрудняют добывание ее хищниками.

Но сезонные изменения биологии узкочерепной полевки (весеннее выселение из затопленных участков, запасание кормов осенью и т. п.) несколько усложняют картину.

Весной норы полевок, расположенные на пологих берегах ручьев и речек, бывают залиты водой. В норах, устроенных на возвышениях, береговых обрывах и гривках, образуются ледяные пробки, закрывающие выход. Поэтому часть населения колоний регулярно гибнет в норах, о чем свидетельствуют трупы полевок, гниющие в нижних слоях гнезда, под свежей подстилкой, натасканной новыми обитателями. Другая часть полевок весной покидает закупоренные льдом норы и остается некоторое время без убежищ. В период интенсивного таяния (конец мая — начало июня) мы находили узкочерепных полевок вдали от свойственных им местообитаний, в открытой тундре. Нередко эти зверьки встречались вместе с полевкой Миддендорфа в мохово-ерниковой тундре на склонах увалов. Лишенные защиты нор, бегающие по поверхности вне системы наземных дорожек с защитными норами, полевки легко становятся добычей хищников. На участках, населенных этой полевкой, весной постоянно держатся канюки, отлавливая массу бездомных зверьков и наедаясь ими до пресыщения. Так, 6/VI 1942 г. на берегу Юрибея мы нашли остатки 10 пойманных канюком полевок менее чем на 1 км береговой линии. Среди этих остатков была одна целая, нетронутая полевка, и всюду еще попадались не съеденные канюком головы полевок и погадки с их шерстью и костями. На колонии полевок были также следы песца, охотившегося на зверьков, лишенных возможности скрыться в забитые льдом норы.

Питание узкочерепных полевок в весенний период также отличается от летнего. Весной полевки сталкиваются с крайней бедностью зеленой растительности и почти полным отсутствием излюбленных травянистых растений. Нет полыни, поповника; злаки сохраняют только пожелтевшие прошлогодние стебли; листья кустарников (ив) распускаются только в конце июня. Полевки весной часто поедают листья брусники, очень редко встречающиеся в их рационе в другие сезоны, лазают на кустики ив и объедают почки, цветы и кору. В поисках зеленого корма

полевки выходят на приречные луговины, поросшие вейником (*Calamagrostis*), и подгрызают высокие листья и стебли. При этом обнажается дерновина злаков со свежей зеленой порослью, которую и обгрызают полевки.

Срезанные метелки старого вейника в подобных участках лежат небольшими «копенками» иногда на значительной площади, производя впечатление скошенной человеком травы.

За период нашей работы были отмечены следующие виды растений, поедаемых этой полевкой:

Equisetum arvense L.
Chrysanthemum bipinnatum L.
Deschampsia arctica Spreng.
Poa alpigena Lind.
Festuca rubra L.
Festuca ovina L.
Несколько видов рода *Calamagrostis* Rath.
Несколько видов рода *Salix* L.
Artemisia Tilesii Ledb.
Arctophyla fulva Rupr.
Stellaria sp.
Astragalus alpinus L.
Tussilago farfara L.
Campanula sp.
Matricaria inodora L.

Список составлен в порядке убывания частоты встреч погрызов. Как видно из перечня, количество растений, поедаемых этой полевкой летом, сравнительно невелико.

Многие растения, составляющие фон на значительной части местообитаний, занимаемых этой полевкой, либо совсем ею не употребляются *Empetrum nigrum*, *Betula nana*), либо поедаются весьма неохотно (*Arctous alpina*). Следовательно, стенофагия узкочерепной полевки в тундре зависит не от ограниченности выбора кормов, а от наличия явной избирательной способности у зверька.

Проникая в тундру исключительно по речным долинам, полевка питается по преимуществу южными формами растений — *Chrysanthemum bipinnatum*, *Matricaria inodora*, *Artemisia Tilesii*, *Tussilago farfara*, распространяющимися в тундре по тем же экологическим «руслам», что и полевка. Узкочерепная полевка в тундру, повидимому, проникла сравнительно недавно и, имея внутри последней очень узкое распространение (долины рек), повидимому не освоила типичной тундровой растительности, поедая из северных видов только те, которые имеют близкие родственные формы среди степной или прибрежной растительности южных широт (злаки, ивы, хвощи, разнотравье).

Размножение этих полевок весной начинается в июне, после того как сойдет снеговая вода. Первая беременная самка в 1939 г. была найдена 4/VI (р. Щучья). Массовая беременность наступила во второй декаде июня, выход молодняка из нор — в начале июля. Во второй половине августа вышли из нор молодые второго помета.

У взрослых самок размножение закончилось к 15/VIII; позже попадались лишь единичные беременные самки. Размножение молодых самок мы наблюдали во второй половине июля. Наименьшие веса беременных самок были 16.5, 17.8, 22.3 и 22.6 г. Вес взрослых размножающихся самок обычно более 30 г и до 50—54 г (без веса эмбрионов).

Летом 1941 г. молодые самки начали размножаться в очень раннем возрасте —15 и 16/VII мы поймали беременных (в начальной стадии) самок весом 12.5 и 13.7 г; 23/VII отловлена беременная самка весом в 13.7 г. Это были самые маленькие размножающиеся самки из добытых нами за время работы в тундре. Возраст их меньше месяца, шерсть еще ювенальная, тусклосерого цвета, хорошо отличающаяся от наряда взрослых особей.

В 1942 г. среди молодых самок мы не обнаружили размножения, и наименьший вес размножающейся самки (кормящей) был равен 31.5 г. По данным В. В. Кучерука (1940), летом 1938 г. молодые самки тоже не размножались.

Таким образом, и у этого вида тундровых полевок существует значительная разница во времени созревания молодых особей в разные годы. То же можно отметить и для продолжительности периода размножения.

В 1937 г. на р. Щучьей (Кучерук, 1940) размножение закончилось в начале августа. В 1938 г. (р. Паюта) полевки продолжали размножаться еще в сентябре (наблюдения велись до 9/IX). Летом 1939 г. в районе р. Щучьей мы зарегистрировали прекращение размножения и начало запасания кормов 16/VIII. В 1941 г. мы находили беременных и кормящих самок до конца августа. В 1942 г. запасание кормов началось 2/VIII.

Интересно, что размножение узкочерепных полевок заканчивается неодновременно в различных местообитаниях. Так, 25—26/VIII, на правом низменном берегу р. Хе-яхи, в колонии узкочерепных полевок шло усиленное запасание кормов на зиму и не было размножающихся самок и выводков в гнездах. На обрывах противоположного берега, обращенных на запад, в норах были слепые еще детеныши и поймана одна беременная самка; запасание кормов здесь еще не начиналось.

В начале сентября всюду уже на колониях полевок видны кучи земли, выброшенные при рытье камер-кладовых; полевки натаскивают в них зимние запасы. Последние состоят из корневищ астрагалов, кусочков ветвей гонобобеля, корневищ живородящей гречишки. Так же охотно запасают полевки верхушки стеблей хвоща, в меньшей степени — зеленые части растений (полыни, астрагалы).

Количество запасов достигает 3—5 кг в одной камере, а обычно в норе имеется не меньше двух, нередко 3—4 камеры, набитые доверху кормом.

Повидимому, запасенные с осени корма в достаточной степени обеспечивают питание полевок зимой. Во всяком случае, следы подснежной деятельности полевок мы обнаруживали очень редко. Кормясь под снегом, полевки объедают кору и почки ивняков, грызут листья брусники и стебли злаков.

На месте больших колоний этой полевки мы не находили следов зимней вненоровой деятельности. Обычно здесь не бывает и подснежных зимних гнезд, а полевки зимуют в своих обширных и глубоких (до 60—80 см) норах. Такие колонии располагаются на крутых речных берегах, склонах холмов или на гривках у реки и не подвергаются затоплению весенней водой. В более низких участках — на заливных луговинах, пологих берегах — таких больших многолетних нор не бывает. Эти участки заселяются только при расселении молодняка к осени. Повидимому, из-за отсутствия постоянных нор и малого числа особей, участвующих в запасании кормов, здесь довольно часто можно было

видеть следы подснежных кормежек полевок. Изредка здесь встречаются и зимние, наземные гнезда из травы.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что в популяции узкочерепных полевок на Ямале, повидимому, не происходит резких изменений численности. Во все годы нашей работы в тундре мы всегда находили этих полевок. Правда, в некоторые годы численность их значительно сокращалась и сохранялись лишь отдельные колонии. В то же время численность обоих видов леммингов и полевок Миддендорфа сокращается катастрофически, и в некоторые годы в тундре практически невозможно было установить их присутствие.

Такое различие в динамике численности объясняется разницей в характере распространения этих грызунов и особенностями их биологии.

Обитая на северной границе ареала, узкочерепные полевки населяют ограниченные участки тундры с оптимальными условиями существования. Распространение их в долинах рек не представляет непрерывного заселения всей речной системы. Полевки живут изолированными колониями и не выходят за пределы обитаемых ими участков. Поэтому каждая большая колония живет независимо от других и продолжает существовать, в то время как соседние колонии могут погибнуть от хищников или эпизоотий или подвергнуться другим неблагоприятным воздействиям.

Взаимоотношения узкочерепной полевки с хищниками своеобразны. Почти во все времена года полевки трудно доступны как для пернатых, так и для четвероногих хищников. Только горностай и ласка могут регулярно питаться этими полевками, проникая в их норы и не уступая в ловкости и быстроте передвижения полевкам. Но эти немногочисленные в тундре хищники уничтожают население немногих отдельных колоний, не оказывая значительного влияния на популяцию в целом.

Из хищных птиц только болотная сова, также редкая в тундре, постоянно охотится за этими полевками.

В питании остальных хищников узкочерепные полевки занимают очень небольшое место и только в ограниченные периоды (весна, осеннее запасание кормов) становятся более доступными для них.

Эти особенности, видимо, обусловливают то, что численность узкочерепной полевки не претерпевает таких катастрофических падений, какие бывают у других видов при совокупном действии всех ограничивающих факторов среды.

ОБЗОР ИЗМЕНЕНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ ЯМАЛА ЗА 1937—1943 гг.

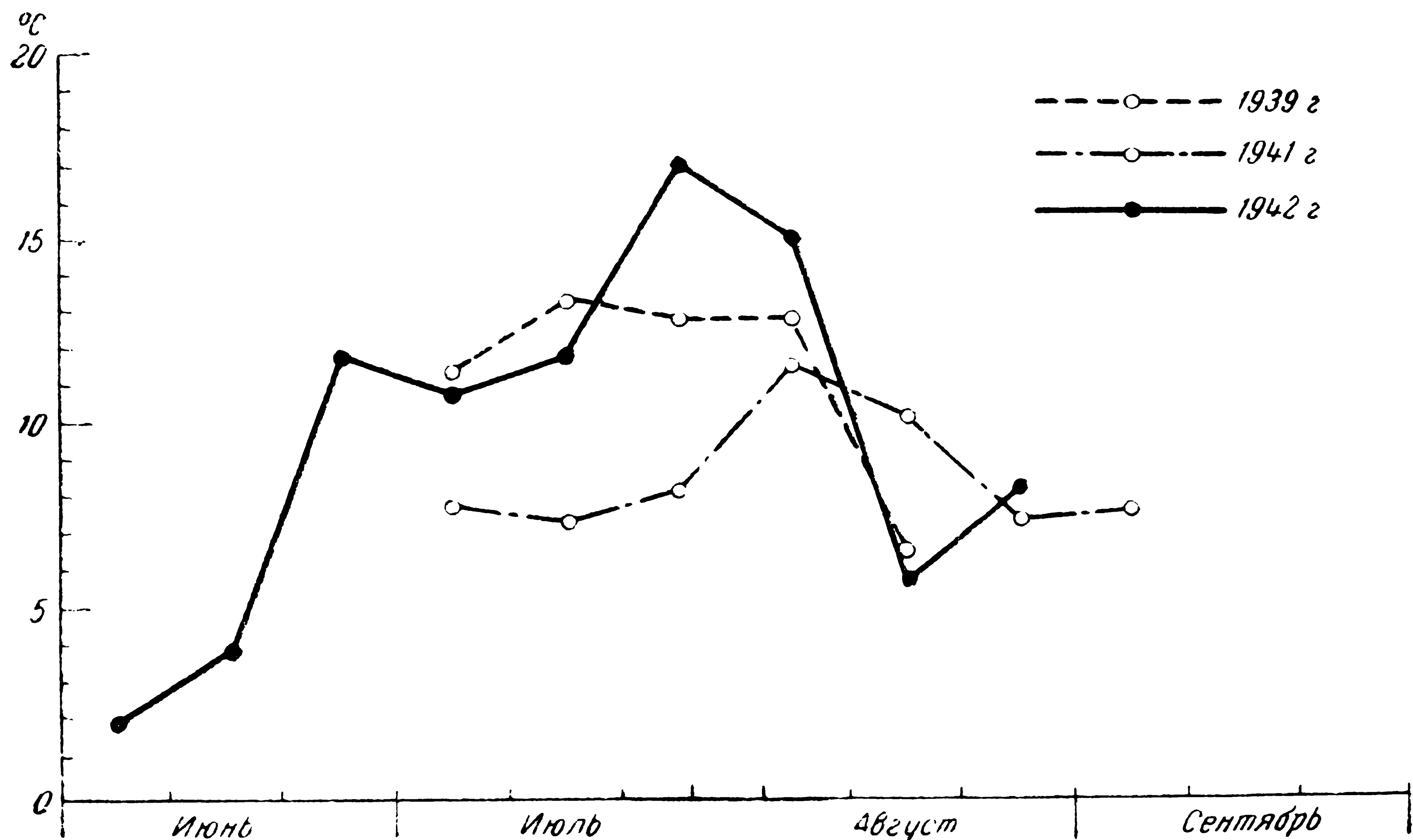
Резкие изменения количества леммингов в наших тундрах и соответствующие им колебания численности песцов давно привлекали внимание зоологов, работавших в тундровой зоне.

Имеется довольно много материалов о частоте и ритме «лемминговых лет», и хорошо прослежена зависимость обилия песца от «урожая» этих грызунов.

Вместе с тем для выяснения причин, обусловливающих изменения численности тундровых грызунов, сделано крайне мало. Прежде всего, конечно, необходимо знать их биологию, но, как оказалось при проведении детальных наблюдений, даже сведения о географическом и стационарном распределении их неправильно освещались в литературе.

Мы имели возможность проследить жизнь тундры в течение летних сезонов 1937—1939 гг. За 1941—1942 гг. наши наблюдения охватывали круглогодичный цикл и были продолжены до лета 1943 г.

Исследования биологии леммингов мы постоянно сопровождали метеорологическими наблюдениями. Параллельно велись наблюдения за количеством и биологией хищников тундры и собирались данные о промысле песца, горностая, водяной крысы. Все эти материалы дают возможность осветить жизнь популяции грызунов в тундре за ряд лет.



Фиг. 11. Среднедекадные температуры воздуха теплого периода за 1939, 1941 и 1942 гг.

Лето 1937 г. характеризовалось обилием грызунов. Наблюдения В. В. Кучерука в районе среднего течения р. Щучьей установили значительный подъем численности леммингов (копытного и обского) и полевок (Миддендорфа и узкочерепной). По опросным сведениям, массовое количество грызунов отмечено и в Байдарацкой тундре, где преобладал копытный лемминг. Много было леммингов и на Северном Ямале. Обилие грызунов нашло отражение в биологии питающихся ими хищников. Птицы-миофаги были обычны в тундре. Песец в массе норился, и выводки его были многочисленны.

Необходимо отметить, что зимой 1936/37 г. наблюдалось интенсивное подснежное размножение леммингов, особенно обского (Кучерук, 1940). В следующую зиму (1937/38 г.) нам не удалось установить подснежного размножения грызунов. В 46 желудках песцов было обнаружено 32 взрослых лемминга и ни одного молодого.

Зимних наблюдений по биологии леммингов мы не имели, но весной 1938 г. обнаружили много вытаявших из-под снега гнезд полевки Миддендорфа (р. Щучья). В Байдарацкой тундре (рр. Иоркута и Паюта) заметны были следы зимней деятельности пеструшек, и несколько раз мы находили трупики взрослых особей обского лемминга. В летний сезон 1938 г. численность грызунов была минимальной. Оба вида лемминга и полевка Миддендорфа практически отсутствовали (за четыре месяца

работы мы добыли двух копытных и двух обских леммингов). Только большая узкочерепная полевка в значительном количестве встречалась в свойственных стациях, и в популяции ее шло интенсивное размножение.

Столь резкое уменьшение численности грызунов было обусловлено несколькими причинами. В 1937 г. уже в начале августа закончилось размножение большинства полевок (Кучерук, 1940). Таким образом, восстановление популяции прекратилось рано, в то время как истребление хищниками увеличилось вследствие пролета птиц и осеннего расселения песцовых выводков. Отсутствие молодых зверьков в песцовых желудках в промысловый сезон 1937/38 г. указывает на то, что подснежного размножения грызунов в эту зиму не было (в предшествующую зиму 1936/37 г. процент молодых леммингов достигал 36.8). Следовательно, в зимний период увеличения популяции не происходило. К сожалению, мы не имеем ранневесенних наблюдений и поэтому не можем указать причины, обусловившие полное исчезновение грызунов на большой территории, обследованной нами летом 1938 г. Есть указание на гибель грызунов от гололедицы (Гребенщиков), но это явление обычно имеет лишь местное значение. Возможно, что грызуны погибли вследствие какой-либо эпизоотии или глинистой инвазии, получившей распространение в местах их концентрации, или же падение численности до минимума произошло в ранневесенний период, когда под влиянием неблагоприятных метеорологических условий возрастает их естественная гибель, усугубляемая истреблением их хищниками.

За катастрофическим падением численности полевок последовала столь же резкая реакция хищников-мышеедов. В 1938 г. за четыре месяца работы мы видели одного канюка; болотная сова появилась только на пролете, белая сова в районе наших работ отсутствовала. Поморники держались на обычных участках, но не гнездились, питаясь птицами и ягодами. Песец не занимал нор, и нигде не были обнаружены его выводки (осмотрено более 70 нор). Осенью 1938 г. наметился небольшой подъем численности леммингов и полевки Миддендорфа как результат весенне-летнего размножения. В середине сентября среди обских леммингов были молодые до 30-дневного возраста, что указывало на длительное летнее размножение.

Повидимому, благоприятное лето в сочетании с полным прекращением влияния хищников, отсутствовавших в тундре, обеспечило сохранение и увеличение популяции грызунов.

Конец июня и весь июль 1938 г. отличались преобладанием ясных, солнечных дней (55%). Дней со сплошной облачностью было всего 20%. Измерения температуры воздуха мы начали только с 20/VII, но в течение всего месяца было тепло и даже жарко. Комары появились 28/VI.

8/VIII был первый заморозок (ночью —2°), а с первой декады начались дожди, которые часто шли в течение месяца. Пасмурных дней в августе было 60%, ясных — всего 8 (23%). Несколько раз проходили сильнейшие ливни с ураганным ветром. Все же в августе бывали теплые дни с максимальной температурой 25—26°; резкое похолодание наступило только в конце августа — сентябре.

Среднедекадные температуры в августе держались на высоком уровне — от 8.7 до 10.0° (р. Паюта, 68°20' с. ш.).

В первой декаде сентября средняя температура упала до 6.4°, минимальная до —3°. Выше 10° температура не поднималась, и все 10 дней были пасмурные, с частыми дождями и северным ветром. Временами шел

снег, и 7/IX было первое северное сияние. В течение сентября солнечных, теплых дней было мало.

Весна 1939 г. запоздала. По сообщению сотрудника зональной станции Е. М. Корзинкиной, на р. Щучьей ледоход был 11/VI.

Лето этого года было очень дождливое и холодное. Ясных дней за июль и август было всего семь; дней со сплошной облачностью 62%.

Среднедекадные температуры июля 11. 4—13.3° (фиг. 11), минимальные 4—7°. Жарких дней почти не было, и максимальная температура зарегистрирована 3/VIII в 14 час.: 24° при 40% облачности и слабом южном ветре.

Уже с 5/VIII наступило резкое похолодание. Температура не поднималась выше 10.5°, а обычно днем держалась около 6—8°. Шли непрерывные дожди, превратившие тундру в мокрое болото.

Численность мышевидных грызунов по сравнению с прошлым летом увеличилась, и к осени плотность могла быть оценена «выше средней». Сведения об увеличении количества леммингов поступили от оленеводов и из более северных районов. Они же сообщили, что песец норился в верховьях Тарчеды и Луцеды-яхи (67°40' с. ш.).

Размножение у грызунов шло со значительной интенсивностью. У узкочерепной полевки размножались очень молодые самки весом в 16 г. В конце августа у копытного лемминга были выводки в гнездах и беременные самки, причем размножались и самки рождения этого лета (из ранневесенних выводков).

Можно предположить, что грызуны ушли под снег, сохранив высокую численность.

В 1940 г. мы не были на Ямале. По сообщениям местных жителей, лето было сухое и теплое. Было много комаров и мошки. Служба «учета урожая» Салехардской окружной заготовительной конторы сообщала, что леммингов повсеместно немного. Промысел песца упал более чем вдвое против предыдущего сезона.

В 1941 г. мы снова работали в среднем течении р. Щучьей. Весна была ранняя. Щучья вскрылась 24/V, вода поднималась высоко, но быстро спала.

Комары появились уже 22—23/VI. В конце июня и до 2/VII стояла теплая, солнечная погода (температура от 17—19° до 26°). 2/VII наступило резкое похолодание. Температура днем не выше 12—14°, чаще 7—8 и даже 4°, ночью минимум доходил до —1 и —2°. Более 50% дней было пасмурных; за весь июль отмечено только два ясных дня.

С начала августа установилась хорошая погода. Температура в среднем 11.5°. Много ясных дней. Дней с полной облачностью в первой декаде августа всего один, во второй — два. Но значительного потепления не наблюдалось: отмеченная максимальная температура 19°, а минимальная только к началу августа поднялась до 5°; во второй декаде ртуть спускалась до 1.5°.

Осеннее похолодание началось в конце августа, но не было резким. Средняя температура 7.3°, минимальная —1.5°, но еще в сентябре бывали теплые дни с температурой до 15°. Общее число ясных дней с июня по сентябрь составляло всего 20%, но пасмурных было около 40%.

Весной 1941 г. численность перезимовавших грызунов была невелика. Следы зимней деятельности (гнезда, остатки запасов, зимние «уборные») встречались на отдельных участках. Общая заселенность тундры грызунами в июне — начале июля приближается к средней. Летом 1941 г. происходило интенсивное размножение всех грызунов. У узкочерепной

полевки размножались самки группы juvenes весом 12—13 г, у копытного лемминга мы наблюдали интенсивное размножение subadultus (размножалось до 40% самок этой группы); обский лемминг и полевка Миддендорфа также имели хорошие показатели размножения. Водяная крыса дала значительный подъем численности, отразившийся на увеличении ее заготовок.

Закончилось размножение грызунов в 1941 г. поздно. В сентябре еще попадались беременные и кормящие самки у узкочерепной полевки, копытного лемминга и полевки Миддендорфа.

Летом 1942 г. на обследованной нами территории мы всюду наблюдали наибольшую плотность копытного и обского леммингов. Серые полевки (Миддендорфа и узкочерепная) не занимали больших участков в северных районах тундры, но в свойственных им стациях встречались всюду и были довольно многочисленны.

Высокая численность грызунов весной 1942 г. была обусловлена обилием старых перезимовавших зверьков, составлявших значительный процент популяции, и интенсивным подснежным размножением в зиму 1941/42 г. (% молодых леммингов в желудках добытых песцов достигал 23.0).

Численность леммингов была выше, чем в предыдущее лето. Размножение началось во второй половине июня (раньше резкого потепления) и закончилось в начале августа. Повидимому, окончание его совпало с осенним похолоданием. Молодые самки принимали меньшее участие в размножении, чем это было в предыдущем году.

Осенью (сентябрь) наблюдались единичные случаи какого-то заболевания у обских леммингов.

Метеорологические условия лета были таковы. Снег в тундре держался до первых чисел июня (69° с. ш.). Весеннее потепление началось во второй половине июня; с 18/VI дневная температура поднялась в среднем до 11.9°, максимальная до 18.5°. Ниже 4° ртуть не опускалась.

Весь июль держалась жаркая погода. Температура в тени доходила до 24—27°. Особенно жарко было в конце июля — начале августа (средние температуры 15—17°), когда даже ночью было выше 5° (6, 8.5°).

Со второй декады августа началось резкое похолодание; средняя температура упала до 5.6°, минимальная опустилась до 2°. Число ясных дней в августе четыре, пасмурных — 23 (76.6° против 30% в летнем периоде). В сентябре стало уже очень холодно. Ночью бывали регулярные заморозки, днем температура держалась около 6—7°. Зима установилась 5/X, начавшись сильным бураном, продолжавшимся два дня.

Показатели размножения грызунов в это лето были высокие (см. выше о размножении), но очень низок был процент размножающихся молодых самок. Таким образом, общая интенсивность восстановления популяции была ниже, чем в предыдущем году.

Вслед за массовым увеличением численности грызунов летом 1942 г. последовало резкое уменьшение в летний период 1943 г.

Наблюдения В. И. Осмоловской в районе Ныды в июле 1943 г. установили минимальное количество обского и копытного леммингов. На большой территории было обнаружено много следов прошлогодней деятельности грызунов, но зверьки сохранились лишь на отдельных незначительных участках.

Повидимому, одной из причин гибели леммингов была эпизоотия, развившаяся в популяции еще осенью. В сентябре 1942 г. нам попадались обские лемминги с гнойными бубонами в области подчелюстных и около-

ушных желез (такое же заболевание наблюдалось у копытных леммингов, содержавшихся в неволе в 1940 г.). Вероятно, гибель леммингов произошла зимой и весной, в период наименьшего сопротивления организма инфекциям.

Еще большее значение для уменьшения числа леммингов имело и раннее прекращение летнего размножения. Уже в первой половине августа закончилось пополнение популяции молодняком. К этому присоединилось влияние хищников — пернатых и четвероногих, усиленно вылавливавших грызунов. Хищники-мышееды были летом 1942 г. очень многочисленны.

Дальнейших данных об изменениях численности грызунов и хищников на Ямале мы не имеем. Сообщения службы урожая, полученные летом 1943 г., говорили о повсеместном сокращении численности грызунов и песца.

Из приведенных материалов видно, что закономерной отчетливой связи между обилием грызунов, интенсивностью их размножения и климатическими условиями нет.

Леммингов было мало в теплое лето 1938 и 1940 гг., но они были обильны в жаркое лето 1942 г.

В исключительно холодное лето 1941 г. шел интенсивный рост их популяции за счет вовлечения в размножение молодых самок. То же наблюдалось и в более теплое лето 1939 г., но, наоборот, в теплое и сухое лето 1942 г. размножение молодых особей было подавлено.

Повидимому, непосредственное влияние погоды на популяцию не может быть подведено под какую-нибудь схему. Действие метеорологических факторов сочетается с особенностями состояния популяции, ее численности, структуры. Гибель от эпизоотий наблюдается и при благоприятных для зверьков условиях погоды (Дубровский, 1940), но для развития эпизоотии необходима значительная плотность населения грызунов.

Наибольшее значение для движения населения грызунов имеет срок наступления весны, скорость освобождения тундры от снега, обсыхание гнездовых участков. Ранняя, дружная, благоприятная весна позволяет грызунам рано начать размножение; при кратковременности критического периода погибает меньше взрослых перезимовавших особей, чем при затяжной весне (например, весна 1938 г. с возвратом холодов, буранами и гололедицей сыграла значительную роль в уменьшении численности грызунов).

Не меньшее значение имеет осеннее похолодание. При рано наступающих, резких холодах размножение грызунов прекращается. Молодые особи не успевают достичь половой зрелости, и прирост популяции осуществляется только за счет размножения старых зверьков. Прекращение размножения взрослых особей в такую осень тоже происходит ранее. Так было, например, в 1942 г., когда прекращение размножения совпало с резким похолоданием во второй декаде августа.

Но надо учитывать, что раннее прекращение размножения обычно бывает также при любых условиях в год пика численности, которым был 1942 год.

В 1937 г. (год очень высокой численности грызунов на Ямале) размножение прекратилось в конце июля — начале августа (Кучерук, 1940), хотя условия погоды были довольно благоприятными.

Картину изменений численности усложняет еще вмешательство хищников, особенно резко сокращающих популяцию грызунов при отсутствии размножения последних.

Обычно влияние хищников возрастает от весны к осени, по мере увеличения популяции зверьков, и достигает своего максимума (вылет птенцов, выход песцового молодняка из нор) как раз к моменту раннего прекращения размножения грызунов.

Очень большое значение имеют совершенно еще не изученные условия зимнего существования грызунов. Летнему подъему численности леммингов обычно предшествует интенсивное их размножение зимой, происходящее в другие годы менее интенсивно.

Таким образом, мы видим, что наши исследования факторов, регулирующих численность грызунов, находятся лишь в стадии накопления фактического материала, без чего невозможно обоснование теории колебаний численности.

Только более углубленное изучение биологии отдельных видов и целых комплексов животных, при параллельном учете условий обитания, проведенное по единой методике в течение ряда лет, даст возможность установить причины и закономерности грандиозных по размаху изменений численности грызунов тундры.

Таблица 14

Стационарное распределение полевок на Ямале

Виды грызунов	Типы тундры										Примечание
	Полигональная тундра	Лишайниковая тундра	Мохово-лишайниковая тундра	Моховая тундра	Торфяно-кочкарная тундра	Низинные болота	Водораздельные болота	Поймы тундровых речек	Луговины на крутых тундровых склонах	Тундровые кустарники	
Копытный лемминг	—	+	+	++	++	+	++	—	—	+	Весь полуостров
Обский лемминг	—	—	—	++	++	++	+	—	—	++	То же
Полевка Миддендорфа	—	—	—	++	+	++	++	—	—	—	На север до 70° с. ш.
Узкочерепная полевка	—	—	—	—	—	—	—	++	+	—	До 72° с. ш.
Красная полевка	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	До 68°20′ с. ш.

Условные знаки: — не заселяет, + редок, ++ обычен.

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н. Зимнее питание оленей на Ямальском севере. Л., Главсевморпуть, 1939 а. Труды Научно-иссл. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Серия «Оленеводство», вып. 4.

Аврамчик М. Н. Отавность у некоторых кормовых растений в тундре. Л., Главсевморпуть, 1939 б. Там же.

Андреев В. Н. Кормовая база ямальского оленеводства. Сов. оленеводство, 1934, вып. 1.

А н д р е е в В. Н., И г о ш и н а К. Н. и Л е с к о в А. И. Оленьи пастбища и растительный покров Полярного Приуралья. Сов. оленеводство, 1934, вып. 5.

А н д р е е в В. Н. и П а н ф и л о в с к и й А. Л. Обследование тундровых пастбищ с помощью самолета. Л., Главсевморпуть, 1938. Труды Научно-иссл. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Серия «Оленеводство», вып. 1.

Г л и н к а Д. М. Пастбищные сезоны в оленеводстве и условия зимнего питания оленей в Ненецком округе. Л., Главсевморпуть, 1939. Труды Научно-иссл. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства.

Г р и г о р ь е в А. А. Субарктика. М. — Л., АН СССР, 1946.

Д у б р о в с к и й А. Н. Песец и песцовый промысел на Новой Земле. Труды Аркт. ин-та, 1937, т. 27.

Д у б р о в с к и й А. Н. Песец Кольского полуострова. Л., Главсевморпуть, 1938. Труды Научно-иссл. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Серия «Промысловое хозяйство», вып. 6.

Д у б р о в с к и й А. Н. Пушные звери Ямальского национального округа. Л. — М., Главсевморпуть, 1940. Труды Научно-иссл. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, вып. 13.

Д у н а е в а Т. Н. и К у ч е р у к В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала. М., 1941. Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. Новая серия, отд. зоол., вып. 4.

Ж и т к о в Б. М. Полуостров Ямал. Зап. Русск. геогр. об-ва по общ. геогр., 1913, т. 49.

К о л ю ш е в. Млекопитающие крайнего севера Западной и Средней Сибири. Тр. Биол. н.-и. ин-та при Томском гос. ун-те, 1936. т. 2.

К р а с о в с к и й С. К. К изучению питания песца Северной Якутии. Л., Главсевморпуть, 1939.

К у ч е р у к В. В. Материалы по экологии мышевидных грызунов Южного Ямала. В кн. Сборник студенческих научных работ МГУ. Зоология — Ботаника, М., 1940, вып. 16.

К у ч е р у к В. В. и Р ю м и н А. В. Материалы по изучению популяции серой полевки (*M. arvalis*). В кн. Сборник студенческих научных работ МГУ. Биология, М., 1938, вып. 2.

Н а у м о в С. П. Млекопитающие и птицы Гыданского полуострова. Тр. Полярной комиссии АН СССР, 1931, вып. 4.

С д о б н и к о в В. М. Распределение млекопитающих и птиц по типам местообитаний Большеземельской тундры и на Ямале. Труды Аркт. ин-та, 1937, т. 92.

С д о б н и к о в В. М. Методы промыслово-биологической съемки в Арктике. Л., Главсевморпуть, 1938. Труды Научно-иссл. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Серия «Промысловое хозяйство», вып. 3.

Т е м н о в Н. И. Перезимовывание наземных органов у некоторых травянистых растений на Крайнем Севере. Л., Главсевморпуть, 1939.

Т ю л и н А. Н. Промысловая фауна острова Белого. Л., Главсевморпуть, 1938.

Т ю л и н А. Н. Экология размножения обского и ошейникового леммингов. Экологическая конференция по проблемам массового размножения животных и их прогнозам. Киев, 1940.

Ф о р м о з о в А. Н. Колебания численности промысловых животных. М. — Л., КОИЗ, 1934.

Ф л е р о в К. К. Заметки по млекопитающим Полярного Урала. Изв. АН СССР, 1933, № 3.

Ц е ц е в и н с к и й Л. М. Экология песца Северного Ямала. Зоол. журн., 1940, т. 19, вып. 1.

C o u e s. Monographs of North American Rodentia, Muridae. 1879, p. 248.

E l t o n Ch. Plague and the regulation of numbers in wild mammals. 1925.

E l t o n Ch. Voles, mice and lemmings. Problems in population dynamics. Oxford, 1942.

H i n t o n. Monograph of the voles and lemmings. London, Brit. Mus. Nat. Hist., 1926.

K a l e l a Olavi. Ueber die «Lemmingsjahre» 1927/38 in Finnisch-Lappland. Nebst enigen Bemerkungen zur Frage der Massenzunahme und Ausbreitung. Annales Zoologici Societatis Zool. Bot. Fennicae Vanamo, Helsinki, 1941, Bd. 8, № 5.

M i d d e n d o r f A. Sibirische Reise. Spb., 1853, Bd. 2.

M i l l e r G. Genera and subgenera of voles and lemmings. Washington, 1896. U. S. Dep. of. Agriculture. Division of Ornithol. and Mammal. «North America Fauna», № 12.

S c h e l f o r d V. The abundance of the collared lemming (*D. groenlandicus* Tr.) in the Churchill area, 1929 to 1940. Ecology, 1943, vol. 24, № 4.

Т. Н. ДУНАЕВА и В. И. ОСМОЛОВСКАЯ

МАТЕРИАЛЫ ПО ПИТАНИЮ ПЕСЦА ЯМАЛА

Питание песца на Ямале изучали в течение ряда лет сотрудники Арктического института и Промыслово-биологического отдела Института полярного земледелия. Эти исследования (Цецевинский, 1940; Кучерук, 1940; Перелешин, 1943) охватывают зимние периоды 1932/33, 1933/34, 1936/37, 1937/38 гг.; в основе их лежат данные анализа содержимого желудков песцов, добытых в промысловый сезон (ноябрь—март).

Сведения о летнем питании песцов, основывающиеся на анализе значительного материала, в литературе почти отсутствуют, и этот важнейший участок биологии песцов очень мало изучен.

Наши материалы характеризуют питание ямальских песцов в летний и зимний периоды и позволяют осветить некоторые стороны сезонных изменений питания этого ценного хищника.

В нашем распоряжении находились остатки пищи и экскременты песцов, собранные у их нор летом 1942 г. в зоне типичной тундры полуострова (67—69° с. ш.), и 33 желудка песцов, добытых в промысловый сезон 1942/43 г. в том же районе.

Кроме того, нами были обработаны 207 песцовых желудков, собранных сотрудником Салехардской зональной станции Л. Н. Поповым на Северном Ямале (в районе Тамбея и севернее) в промысловые сезоны 1939/40 и 1940/41 гг.

Питание песца в зимний период. Материал по зимнему питанию песца включает 207 желудков, собранных в 1939/40 и 1940/41 гг. на Северном Ямале, и 33 желудка за 1942/43 г. из тундры Среднего Ямала.

Результаты анализа содержимого этих желудков сведены в табл. 1, стр. 145.

Из этой таблицы видно, что в различных точках Ямала в разные годы первое место среди кормов песца занимают мышевидные грызуны, тогда как другие виды пищи (птица, рыба) встречаются в единичных случаях. Этим питание песца в материковой тундре отличается от питания на морском побережье, где он существует главным образом за счет рыбы, морских беспозвоночных и различных выбросов моря.

На Ямале в течение всей зимы главную пищу песца составляют лемминги, причем характерно резкое преобладание обского — *Lemmus obensis*. Отсюда очевидна зависимость песца от численности и доступности этих зверьков.

В течение всей зимы пеструшки ведут подснежный образ жизни. Снежный покров тундры, сильно уплотняющийся под действием частых ветров, отличается необычайной твердостью. К марту—апрелю плотность снега в тундре равна 0.36—0.38, тогда как у свежевыпавшего снега плотность

Таблица 1

Зимнее питание песца в тундре Ямала

Видовой состав	Северный Ямал						Южный Ямал; оз. Ярро-то, р. Юрибей	
	Сезон 1939/40 г. (118 желудков)		Сезон 1940/41 г. (23 желудка)		Сводные данные за сезоны 1939/40 и 1940/41 гг. (207 желудков)			
	число встреч	%	число встреч	%	число встреч	%	число встреч	%
Млекопитающие (Mammalia)	117	99.1	23	100	206	99.5	31	94.0
Подсем. полевки	115	97.4	19	82.6	183	88.4	26	78.8
Обский леминг (*Lemmus obensis*)	88	72.5	16	79.5	152	73.8	12	36.2
Копытный лемминг *Dicrostonyx torquatus*)	16	13.5	6	26.0	31	14.9	8	24.1
Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis major*)	2	1.7	—	—	3	1.4	1	3.0
Полевка Миддендорфа (*M. middendorffi*)	—	—	—	—	—	—	2	6.0
Красная полевка (*Clethrionomys rutilus*)	—	—	—	—	—	—	2	6.0
Род полевки? (*Microtus* sp.) (бл. неопр.)	—	—	—	—	—	—	5	18.0
Подсем. полевок (Microtinae) (бл. неопр.)	15	12.7	1	4.2	19	9.1	5	18.0
Северный олень (*Rangifer tarandus*)	22	18.4	8	34.7	43	20.3	10	30.3
Птицы (Aves)	10	8.4	3	13.0	19	9.1	12	36.2
Белая куропатка (*Lagopus*)	—	—	—	—	1	0.5	10	30.3
Белая сова (*Nyctea scandiaca*)	—	—	—	—	1	0.5	—	—
Птицы (Aves) (бл. неопр.)	—	—	—	—	17	8.1	2	6.0
Рыбы (Pisces)	—	—	—	—	1	0.5	1	3.0
Земля и растительные остатки (хвощ)	3	25	—	—	7	3.3	7	21.0
Несъедобные предметы	4	3.4	2	3.4	10	4.8	—	—

не выше 0.097—0.13. В низинах и по склонам, где зимуют лемминги, слой снега нередко бывает больше метра высоты. Все это сильно затрудняет добычу пеструшек, и собаки с трудом ловят их в это время. Песец охотится на грызунов, причуивая и выслушивая их сквозь толщу снега и докапываясь до гнезд. Такой способ охоты в годы низкой численности грызунов мало добычлив, и песцы сильно голодают. В поисках корма они предпринимают широкие кочевки, а также переходят на питание замещающими кормами, среди которых основное значение имеет падаль. По данным Л. М. Цецевинского (1940), в год с высокой численностью грызунов мясо павших оленей встречалось в 15.9% желудков песцов, а в год отсутствия пеструшек — в 68.1%. По нашим наблюдениям, зимой песец охотно поедает падаль даже при наличии большого количества грызунов. Летом 1942 г. среди стад домашних оленей была большая эпизоотия некробациллеза («копытки»), и по всей тундре в районе оз. Ярро-то остались трупы павших животных. Зимой 1942/43 г. эти трупы составляли хорошую подкормку для песцов. Несмотря на сравнительно высокую численность грызунов, мясо оленей в эту зиму встречалось в 30.3% желудков песцов (см. табл. 1), что, несомненно, связано с обилием трупов.

В районе Тамбея, по материалам за 1939/40 и 1940/41 гг., встречи мяса и шерсти северного оленя в желудках песца отмечены в 18.4 и 34.7% случаев (см. табл. 1).

Из других видов пищи, возмещающих недостаток грызунов, надо отметить птиц. На Северном Ямале роль их в зимнем питании песца очень невелика. По нашим данным, встречи их составляют только 9.1%. Песцу достаются птицы больные или погибшие с осени. Из видов, зимующих в тундре, в 207 исследованных желудках были найдены остатки одной белой совы и одной тундровой куропатки. Весьма вероятно, что именно в связи с бедностью орнитофауны этих широт здесь всегда отмечается особенно высокий процент падали в желудках песца. Падаль при таких условиях служит единственным замещающим кормом.

В полосе южной тундры, где численность зимующих птиц выше, значение их в питании песца резко увеличивается. По материалам 1942/43 г., птицы были отмечены в 36.2% желудков песцов, причем 30% встреч относятся к белой куропатке. Несомненно, что значение белой куропатки как источника питания песца резко изменяется по годам в зависимости от обилия или отсутствия этих птиц. В. Н. Скалон (1936) отметил остаткии белых куропаток в 25.3% желудков таймырских песцов. В районах лесотундры и северной тайги фауна зимующих птиц более богата и разнообразна. Здесь птицы становятся постоянным компонентом пищи песца, и, по данным С. Д. Перелешина (1943), в некоторые годы встречи их в желудках песца достигают 52%.

Малая доступность зимующих под снегом грызунов, незначительное количество кормов, возмещающих их недостаток, обусловливают общее пессимальное состояние кормовой базы песцов зимой. Это сказывается на частоте встреч пустых желудков у пойманных песцов; процент их обычно бывает очень велик. Из 48 желудков, просмотренных в 1942/43 г., 15, т. е. 31%, не содержали пищи. По данным Л. Н. Цецевинского, число пустых желудков характеризует кормовые условия года. Так, при обилии грызунов пустые желудки составляли 5.8%, тогда как в год отсутствия пеструшек процент их повысился до 23.8. Недостаток пищи вызывает также тяготение песцов к населенным местам. Песцы обследуют старые стойбища чумов, где подбирают различные остатки в виде обрывков упряжи, веревок, кусков кожи, шкур, жил и т. п. В таблице все это объединено под названием «несъедобные предметы». Нередко песцы посещают места забоя оленей и поедают там различные отбросы.

Иногда в желудках песцов встречаются земля и части растений. По мнению С. Д. Перелешина (1943), песец случайно захватывет растения при ловле грызунов. Однако, по материалам этого автора, растительные остатки встречаются чаще, чем грызуны. По нашим данным, части растений в некоторых случаях занимают до 20—30% объема содержимого желудка и состоят в основном из стеблей хвоща. Повидимому, это «балластный корм».

Питание песца в летний период. В весенний и летний периоды тундра богата разнообразными кормами. Мелкие грызуны, птицы, их яйца и птенцы, ягоды — все эти корма могут быть включены в рацион песца летом. Некоторые авторы (Наумов, 1931; Дубровский, 1940; Романов, 1941) считают, что песец в это время меньше связан с грызунами и всегда обеспечен пищей.

Несмотря на кажущееся обилие и разнообразие летних кормов, песцы в разные годы размножаются с неодинаковой интенсивностью, а в годы, бедные леммингами, почти совсем не норятся.

Основой питания песца всегда служат лемминги (и, повидимому именно обский), и только наличие в тундре этих грызунов обеспечивает нормальное размножение ценного пушного зверя. Это явление может быть легко объяснено, если учесть, что период размножения песцов не ограничивается только летним временем — выкармливанием щенят, но начинается еще в конце зимы, в феврале-марте, когда идет спаривание, и даже еще раньше — в период подготовки к гону. Таким образом, в течение всей зимы песец нуждается в более или менее обильном и полноценном корме. Продолжительная беременность также требует достаточного питания. При недоедании возможны случаи холостания самок, резорбции эмбрионов, рождения хилого потомства и т. д.

В зимне-весенний период — до середины мая, т. е. времени щенения, песец ничего не встречает в тундре, кроме мелких грызунов и куропаток. Прилет птиц начинается со второй половины мая, гнездование большинства видов — в середине июня; вывод птенцов у воробьиных — в начале июля, у куропатки — во второй декаде июля; гусиный молодняк появляется в первых числах июля.

Добывание птиц требует значительной затраты времени, энергии, наконец просто уменья, ловкости, а у песца оно, повидимому, не имеет регулярного характера. Мы считаем, что все эти корма добываются песцом с большой долей случайности, и потому их нельзя расценивать как основные. Использование яиц и птенцов из гнезд ограничивается незначительным периодом времени и не может быть обильным в открытой тундре, где мало птиц.

Значение грызунов, как это видно из наших материалов, остается первенствующим и в летнее время; при отсутствии в тундре леммингов песцы принуждены вести кочевой образ жизни, сокращая до минимума число размножающихся пар. В литературе часто приводятся опросные сведения о случаях гибели выводков в малокормные годы; то же рассказывали нам и ненцы-оленеводы.

Летом 1942 г. леммингов в тундре Южного и Среднего Ямала было очень много. Песцы норились в большом количестве, процент занятых нор достигал 70, число щенят в выводках доходило до 10—14 штук.

Нами были исследованы остатки пищи песцов и их экскременты, собранные у нор с выводками. Всего мы обнаружили остатки (кости черепа, лапы, хвосты) 344 млекопитающих, 13 птиц и в одном случае нашли остатки рыбы.

Видовой состав пищи песца и частота находок разных кормов представлены в табл. 2, стр. 148.

Из приведенной таблицы видно, что на 95.4% пища песца состоит из мелких грызунов; следовательно, значение их в летнем питании даже выше, чем в зимнем. То же подтверждается и данными Л. М. Цецевинского (1940). По его материалам, на Тамбее в летнем питании песца грызуны составляли 99.6% встреч.

Значение других видов кормов в жизни песца летом очень невелико. Среди остатков пищи у нор только один раз были отмечены кости северного оленя. Несмотря на большое количество свежих трупов оленей, мы ни разу не отмечали возле них песцов. Птицы в остатках у нор зарегистрированы только в 13 случаях (3.6%). Возможно, что с середины августа, когда выводки песцов покидают норы и начинают кочевать, а у некоторых птиц молодые поднимаются на крыло, значение этого корма в жизни песца повышается. Однако материалов за этот период у нас нет.

Таблица 2

Летнее питание (июнь—июль 1942 г.) песца в тундре Среднего Ямала (оз. Ямбу-то, р. Юрибей)

Видовой состав	Число экземпляров	% к общему числу экземпляров
Млекопитающие. Mammalia	344	96.1
Полевки	342	95.4
Группа леммингов	311	86.8
Копытный лемминг	121	33.8
Обский лемминг	190	53.0
Группа полевок	31	8.6
Полевка Миддендорфа	5	1.4
Узкочерепная полевка	3	0.8
Род полевки (бл. неопр.)	23	6.4
Куньи. Ласка	1	0.3
Сев. олень	1	0.3
Птицы. Aves	13	3.6
Белая куропатка	2	0.5
Морская чернеть	1	0.3
Воробьиные (бл. неопр.)	2	0.5
Хищник (бл. неопр.)	1	0.3
Птицы (бл. неопр.)	7	2.0
Рыба	1	0.3

Кроме грызунов, в летней жизни песца большую, но очень кратковременную роль играют ягоды. В период созревания ягод мы находили экскременты песца, сплошь состоящие из костянок морошки, водяники и голубики. Весьма вероятно, что поедание ягод связано с их витаминностью, и они составляют необходимый компонент в пище песца. Во всяком случае, песцы в массе поедают ягоды и при обилии основного корма — леммингов.

Значение различных видов полевок в питании песца. Рассматривая материалы по питанию песцов (см. работы Перелешина, Цецевинского, Кучерука, Красовского, Скалона и наши данные), мы видим, что везде основу его рационов составляют мышевидные грызуны.

Не все виды мелких грызунов, обитающие в тундрах, в одинаковой степени входят в рацион песца. Одни из них служат основной пищей, другие добываются в меньшем количестве, и, наконец, некоторые не имеют никакого кормового значения.

Остановимся прежде всего на географических изменениях состава пищи песца.

Территория Ямала, простирающаяся от 68 до 73° с. ш., разделяется на арктическую, типичную и южную подзоны тундры и лесотундру. Во всех подзонах тундры песец регулярно норится, местами с значительной плотностью. В северной лесотундре норы песца малочисленны и гнездование менее регулярно — оно обильно лишь в годы значительного появления здесь леммингов. Данные по зимнему питанию песца имеются из всех подзон Ямальской тундры.

Наиболеее богатый материал представлен из подзоны арктической тундры, откуда мы имеем данные за зимы 1932/33, 1933/34 г. (Л. М. Цецевинский), 1936/37 г. (С. Д. Перелешин, В. В. Кучерук), 1939/40 и

1940/41 гг. (материалы Салехардской зональной станции — Л. Н. Попова).

По питанию песцов на Среднем Ямале имеются данные за 1936/37 г. (из двух точек), 1938 г. и наши данные за 1942/43 г.

По Южному Ямалу имеются данные за 1936/37 г. (три точки) и 1937/38 г. (две точки).

Изменения видового состава грызунов в питании песцов различных подзон полуострова прослежены В. В. Кучеруком (1940) и изображены на фиг. 1.[1]

Приведенные материалы позволяют сделать следующие выводы:

1. В зимнем пищевом рационе песца во всех подзонах тундры наибольшее значение имеет обский лемминг. В арктической тундре он резко преобладает, составляя от 75 до 90% всех съеденных грызунов. В типичной тундре обский лемминг составляет около половины обнаруженных грызунов, и такой же удельный вес имеет он в подзоне южной тундры.

2. Копытный лемминг в арктической тундре имеет небольшое значение (13—26% по нашим данным, 4.1 — 16.6% по данным Л. М. Цецевинского, 16% по материалам Салехардской зональной станции 1936/37 г.).

В типичной тундре количество копытных леммингов в желудках песцов возрастает до 25%; в южной тундре его значение снова снижается.

3. Значение полевок (рода *Microtus*) в арктической тундре ничтожно, в южной тундре они встречены в 27—25% желудков, а в северной лесотундре участие их в рационе еще более повышается. Изменение значения полевок как корма для песца идет параллельно с изменением их численности в различных подзонах тундры. Как видно, роль их в южной части полуострова велика и не может быть игнорирована. Из всех полевок (рода *Microtus*) песец чаще добывает полевку Миддендорфа, живущую в наиболее доступных, сравнительно малоснежных участках тундры.

Узкочерепная полевка почти недоступна для песца, так как обитает в приручьевых ивняках, на береговых склонах, где скопляются мощные пласты снега. Эта полевка зимует в подземных норах, питаясь запасенными с осени кормами, и не выходит на поверхность снега. Несомненно, имеет значение и узкая локализация ее местообитаний в тундре — только по долинам рек.

Рыжие полевки (рода *Clethrionomys*) в продолжение всей зимы выходят на поверхность снега, но песцу они почти недоступны, так как обитают в кустарниковых зарослях с глубоким и рыхлым снегом.

Среди 1035 экземпляров грызунов из желудков песца, определенных нами в разные годы, остатки красной полевки зарегистрированы лишь два раза, несмотря на то, что эта полевка заходит в тундру до 68°20' с. ш.

Ни разу не встречена в желудках песцов полевка-экономка, населяющая берега рек южной части полуострова.

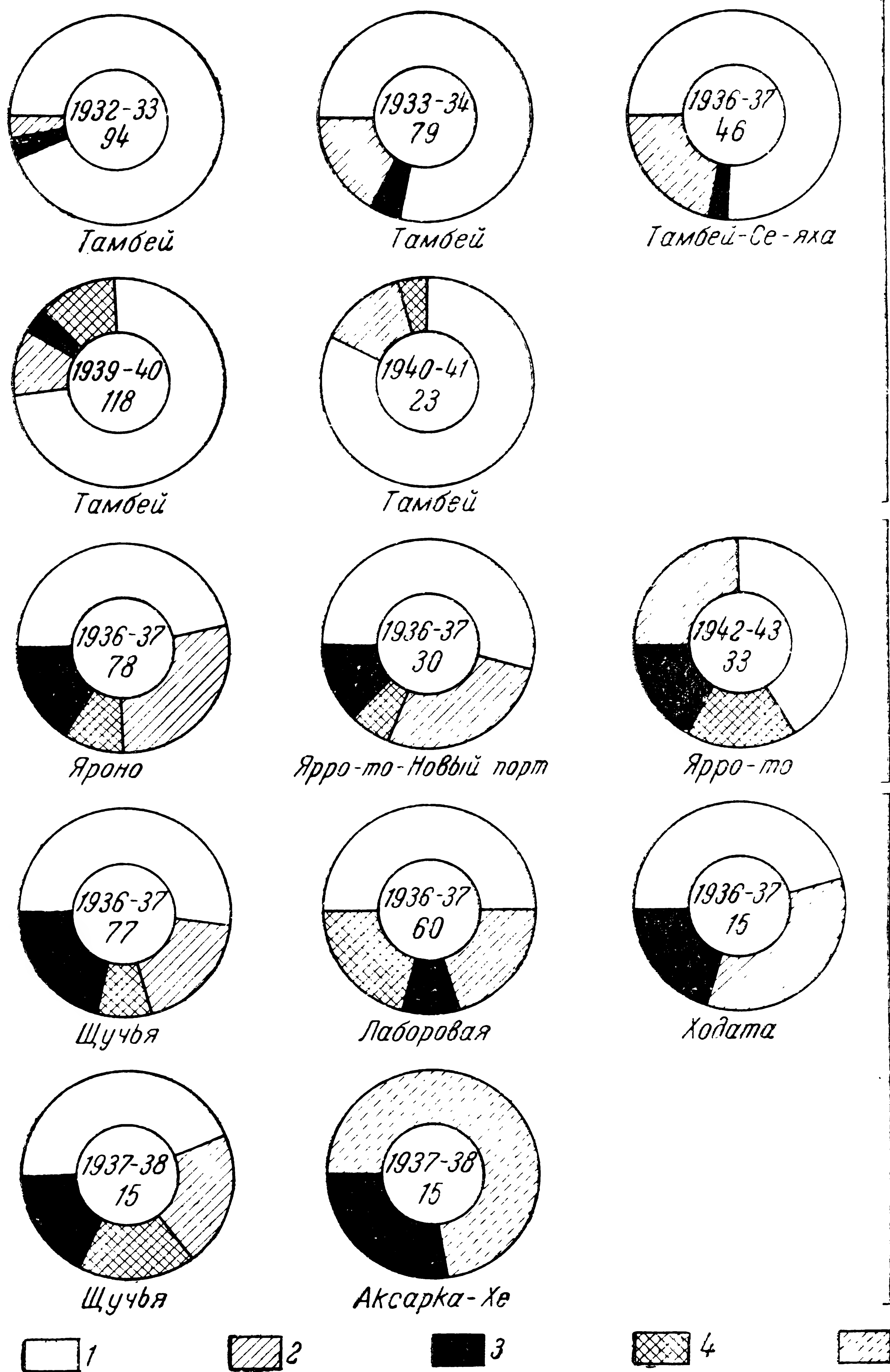
По данным В. П. Теплова (in litt.) песец во время зимних миграций в тайге Верхней Печоры питается в основном птицами, а лесных полевок ловит редко.

И. И. Барабаш-Никифоров отмечает, что командорские песцы в зимний период почти не добывают рыжих полевок. То же указывал и В. Н. Скалон (1936).

Преобладание обского лемминга в пищевом рационе песца указывает, с одной стороны, на обилие этого вида (особенно в северной части Ямала),

---

[1] Пользуемся случаем поблагодарить В. В. Кучерука за предоставление неопубликованных материалов.



Фиг. 1. Зимнее питание песца грызунами в разных подзонах Ям. (заимствована из работы Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука «Кормо значение тундровых полевок»)

1 — обский лемминг; *2* — копытный лемминг; *3* — род полевки; *4* — лемминг. *5* — водяная крыса

а с другой — на бо́льшую его доступность по сравнению с копытным леммингом. Зимовки этих двух видов располагаются обычно в разных участках тундры. Обский лемминг устраивает свои подснежные травянистые гнезда в озерных котловинах, низменностях между увалами невысокой тундры. Снежный покров здесь невысок, он значительно уплотняется под действием ветра, и в этих участках песец добывает леммингов, раскапывая их гнезда или же причуивая кормящихся под снегом зверьков.

Копытный лемминг встречается зимой в подобных же местообитаниях, но чаще придерживается крутых склонов холмов, где и устраивает свои гнезда в толще мощных сугробов снега. Продвижение песца по рыхлому снегу здесь затруднительно, так же как и добывание леммингов, кормящихся под снегом между густыми ветвями ив и березки.

В типичной тундре, где копытный лемминг более обилен и шире расселен, чем в арктической, этот вид чаще попадается песцу, а в южной тундре добывается в несколько большем количестве, чем серые полевки. Обский же лемминг всюду сохраняет ведущее место.

Анализы 1047 желудков песцов Ямала (данные Л. М. Цецевинского, В. В. Кучерука, С. Д. Перелешина и наши) подтверждают ведущую роль обского лемминга во все годы и во всех подзонах тундры.

А. А. Кирпичников указывает, что на Таймыре песец чаще поедает обского лемминга, чем копытного. В. Н. Скалон (1936) в 1932 г. на Таймыре (рр. Хатанга, Попигай) обнаружил в желудках песцов 20 экземляров обского лемминга и всего три копытных.

В то же время, по данным С. К. Красовского (1939), в районе между дельтой Лены и Хатангой песцы поедали больше копытных леммингов, чем обских. Так, из 153 грызунов, обнаруженных в песцовых желудках, было 94 копытных и лишь 57 обских.

Все эти данные говорят о том, что в разные годы и в разных районах значение отдельных видов леммингов может варьировать. Изменения в удельном весе того или иного вида грызунов в питании песца зависят прежде всего от их обилия. По нашим наблюдениям на Ямале, в южной части полуострова (68—70° с. ш.), где обитают оба лемминга, общая тенденция изменений их численности была сходной, но амплитуда изменений различной.

Для Северного Ямала мы знаем годы с почти полным отсутствием копытных леммингов и обилием обских. То же отмечает С. В. Шибанов для п-ова Гыдаямы.

Эффективность добывания песцом грызунов из-под снега может быть очень различна и зависит от количества последних. При обилии грызунов зимой 1942 г. на протяжении 100 м песцового следа мы отметили два разоренных гнезда полевки Миддендорфа и в одном из них нашли остатки пойманного им зверька; к третьему вела небольшая копка. Видимо, установив отсутствие грызуна, песец бросил рыть.

В 1936 г., бедном грызунами, А. Н. Тюлин на о-ве Белом наблюдал, как песец вырыл на площади в 100 м^2 49 ямок глубиной в 10—15 см и три глубокие лунки в 50 см, доходившие до почвы; в результате этой работы был пойман один лемминг.

Перейдем к рассмотрению сезонных изменений в видовом составе пищи песца.

В табл. 3 представлены результаты анализа питания песцов из одного и того же района тундры в зимний и летний периоды.

Интересным оказывается повышение числа полевок до 24% в зимнем рационе песца и меньшее их значение в летнее время (9%). Это явление

Таблица 3

Изменение значения различных видов полевок в питании песца по сезонам в подзоне типичной тундры

Вид	Лето 1942 г.		Зима 1942/43 г.	
	Число экземпляров	% встреч	Число экземпляров	% встреч
Microtinae . . .	342	100.0	42	100.0
Лемминги . . .	311	91.0	32	76.0
Обский	190	55.5	20	48.0
Копытный	121	35.5	12	28.0
Полевки	31	9.0	10	24.0
Миддендорфа . .	5	1.4	2	4.8
Узкочерепная . .	3	0.8	1	2.4
Красная	—	—	2	4.8
Полевка (бл. неопр.)	23	6.7	5	12.0

может быть объяснено тем, что более доступные летом лемминги (медленно двигающиеся, открыто перебегающие) зимой скрываются под снегом и поэтому приближаются по своей доступности к полевкам. Иными словами, различие в трудности добывания леммингов и полевок зимой несколько сглаживается.

Соотношения между леммингами указывают на постоянное преобладание в пище песца обского лемминга, который и в летнее время добывается песцом в большем количестве, чем копытный. Не упуская из виду, что в тундре в некоторые годы обский лемминг может численно преобладать над копытным, что влияет на увеличение роли этого вида в питании песца, остановимся на некоторых чертах биологии обского лемминга, обусловливающих бо̀льшую доступность его для песца в летнее время.

Обский лемминг населяет низинные участки тундры с густыми зарослями ерника, мощными моховыми дернинками и разнообразием растительности. Норы обского лемминга не сложны, с 3—4 выходами, но раскапывать их очень трудно, так как они идут между корнями и стелющимися по земле ветвями кустарников. Характерно, что песец никогда не раскапывает летних нор леммингов, а ловит последних во время кормежки. Кормятся обские лемминги на поверхности земли, скрываясь под незначительными укрытиями — нависшими с кочек стеблями осок, веточками березки и т. д.

Кормовые столики обского лемминга обычно расположены на широких, хорошо проторенных дорожках. Эти дорожки протаптывают лемминги, передвигаясь на кормежках по мягкому поверхностному слою почвы. Подобные дорожки у узкочерепной полевки и полевки Миддендорфа имеют громадное защитное значение, так как по ним эти зверьки стремительно убегают от преследователя и скрываются в норах.

Обскому леммингу не свойственны быстрое передвижение и стремление убежать. Чаще этот зверек при преследовании остается на месте или прячется в случайное убежище, иногда недостаточно надежное. Нередко лемминги прибегают к самообороне, защищаясь от нападения собаки

лапами и зубами (что часто делают и копытные лемминги). Конечно песца эта оборонительная реакция не смущает, и он тем легче схватывает задержавшегося на месте зверька. Охотясь в моховой тундре, песец двигается легким галопом, снует «челноком», заглядывая под кустики и кочки. Бесшумность передвижения, быстрота и внезапность нападения обеспечивают успешную охоту хищника. Необычайная прожорливость обского лемминга, заставляющая его выходить за кормом каждые два часа, способствует почти непрерывному пребыванию разных особей вне нор, что весьма облегчает охоту песца за кормящимися зверьками.[2]

Повадки копытного лемминга иные. Этот зверек больше придерживается укрытий, осторожен в движениях, часто кормится в небольших защитных норах под корнями кустарников. Поверхностных дорожек копытный лемминг не протаптывает, но передвигается обычно по естественным трещинам. Не отходя далеко от норы, этот грызун при опасности скрывается в свое убежище, где и забивается в самый отдаленный тупик.

Ненецкие лайки добывают копытных леммингов из нор в супесчаных участках тундры, методически обходя их и раскапывая одну за другой.

Песец летом применяет метод широкого поиска и скрадывания в богатой грызунами моховой тундре. Естественно, что при таком способе охоты песцу чаще попадаются взрослые, кормящиеся и перебегающие лемминги; молодых, еще не покидающих гнезда, он ловит гораздо реже.

В зимнее время одним из способов охоты песца оказывается раскопка подснежных гнезд, из которых хищник нередко добывает по нескольку леммингов. При этом песец уничтожает выводки леммингов, размножающихся зимой в гнездах, укрытых только толщей снега. Поэтому, несмотря на нерегулярное и менее интенсивное размножение леммингов зимой, молодые особи в это время года встречаются в желудках песцов довольно часто.

В материалах по зимнему питанию песца в районе Тамбея за 1939/40 г. мы обнаружили 21 молодого обского лемминга на 148 взрослых (12.4%). В зиму 1940/41 г. из 42 леммингов, пойманных песцами, было 13 молодых (23.6%).

По данным В. В. Кучерука (1940), молодые лемминги, найденные в желудках песцов, составляли 36.8% (75 из общего количества 205).

Указания на зимнее размножение леммингов имеются у ряда авторов (Цецевинский, 1940; Кучерук, 1940; Тюлин, 1938). С. В. Шибанов на Малом Ямале поймал беременную самку обского лемминга 24/III 1939 г.

Мы находили молодых леммингов 1—2-месячного возраста в мае 1942 г., что свидетельствует о мартовских и апрельских выводках.

Факт зимнего и ранневесеннего размножения леммингов не подлежит сомнению, но интенсивность подснежного размножения резко меняется по годам.

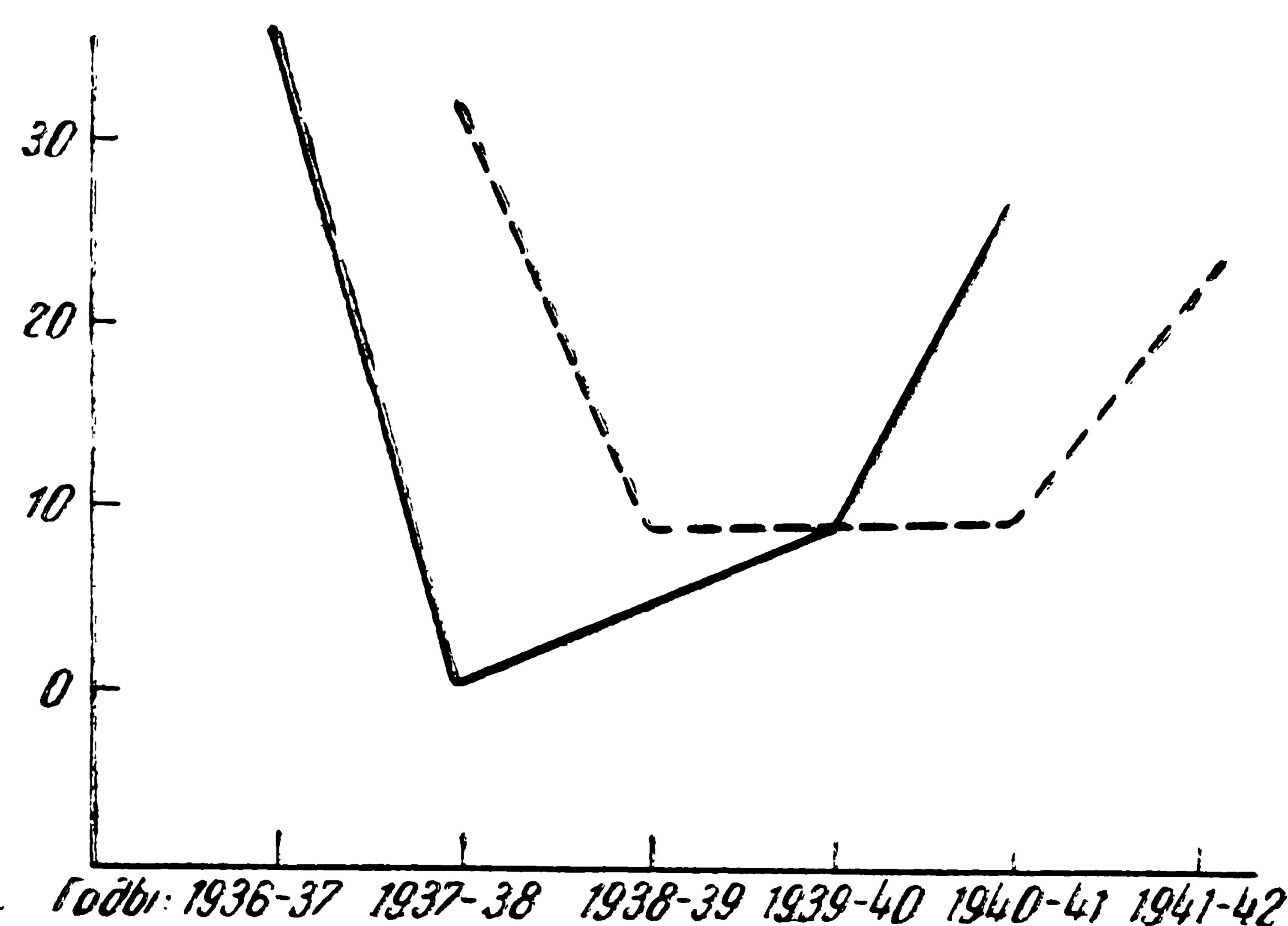
При обработке многолетних материалов по питанию песца на Ямале мы обратили внимание на то, что число молодых леммингов в зимней пище песца не постоянно. Далее, удалось установить, что после года с интенсивным подснежным размножением леммингов следует лето их массового появления. Соответственно этому у песцов наблюдаются интенсивное размножение, большой процент заселенных нор, многочисленные

---

[2] Здесь нужно заметить, что травоядные животные (от полевки до лося) в момент перетирания пищи зубами очень плохо слышат, что также облегчает хищнику нападение.

выводки, успешно выкармливаемые родителями. В результате обилия кормов в течение всего периода размножения (от начала года и до выкармливания щенят) увеличивается прирост поголовья песцов к следующему промысловому сезону.

Следовательно, используя данные по зимнему размножению леммингов, можно делать предположения о числе песцов на будущий год. О состоянии популяции пеструшек в зимний период и об интенсивности их подснежного размножения можно судить по числу молодых особей, найденных в желудках песцов, добытых в этом году. Эти данные удобно использовать для предсказания численности песцов на следующий промысловый сезон. Корреляцию между интенсивностью подснежного размножения леммингов и численностью песцов в следующем промысловом сезоне иллюстрируют табл. 4 и график на фиг. 2.



Фиг. 2. Колебания численности песца в зависимости от изменения интенсивности зимнего размножения обских леммингов

— — — — заготовка песца в тыс. штук;
———— % молодых обских леммингов в желудках песца

Таблица 4

Промысловый сезон	% молодых обских пеструшек в желудках песцов	Промысловый сезон	Добыча песца в % к 1936/37 г.
1936/37 г. . .	36.8	1937/38 г.	300
1937/38 » . .	0	1938/39 »	77.2
1939/40 » . .	12.4	1940/41 »	81.8
1940/41 » . .	23.6	1941 г. (до 1/I 1942 г.)	200

Кривая добывания песцов, близко отражающая состояние численности вида в природе, в точности следует за изменениями кривой, характеризующей интенсивность подснежного размножения леммингов в предшествующие годы. Таким образом, анализ содержимого желудка песцов дает новый, совершенно объективный метод оценки состояния популяции мышевидных грызунов — важнейшей продуктивной части кормовой базы песца — и одновременно оценку питания самих песцов в период, предшествующий гону и щенению. Пользуясь этим методом, каждый промысловый сезон можно давать прогнозы численности песцов на следующую зиму. Сбор и анализ желудков песца может иметь несомненное значение при планировании промысла этого ценного пушного вида.

ВЫВОДЫ

1. Основой питания песца на Ямале обычно служат лемминги; при малом распространении их в тундре песец не размножается.

2. Преобладающий вид в пищевом рационе песца Ямальской тундры на всем полуострове (повидимому, и в других районах) — обский лемминг.

3. Копытный лемминг добывается песцом в меньшем количестве, чем обский; он наиболее многочислен в кустарниковой, а не в арктической подзоне тундры.

4. Полевки (рода *Microtus*) составляют до 25—27% пищи песца в южных частях полуострова.

5. Сравнение зимнего и летнего питания песцов одного и того же района (67—68° с. ш.) показывает увеличение значения серых полевок в зимний период.

6. Интенсивность подснежного (зимнего и ранневесеннего) размножения леммингов, особенно обского, меняется по годам и обусловливает увеличение численности леммингов в последующее лето.

7. **Применяя метод подсчета молодых леммингов в желудках песца в зимнее время, можно устанавливать состояние популяции леммингов и давать прогноз численности песца на следующий промысловый сезон.**

ЛИТЕРАТУРА

Дубровский А. Н. Пушной промысел Ямальского национального округа. М. — Л., Главсевморпуть, 1940.

Дунаева Т. Н. и Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала. М., 1941. Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. Новая серия, отд. зоол., вып. 4.

Кирпичников А. А. К биологии песца юго-западного побережья Таймыра. Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. биол., 1937, т. 46 (1).

Колюшев И. П. Млекопитающие крайнего севера Западной и Средней Сибири. Тр. Биол. н.-и. ин-та при Томском гос. ун-те, 1936, т. 2.

Красовский С. К. К изучению питания песца Северной Якутии. Л., Главсевморпуть, 1939.

Кучерук В. В. Материалы по экологии мышевидных грызунов Южного Ямала. В кн. Сборник студенческих работ МГУ. Зоология — ботаника. М., 1940, вып. 16.

Наумов С. П. Млекопитающие и птицы Гыданского полуострова. Тр. Полярной комиссии АН СССР. 1931. вып. 4.

Перелешин С. Д. Зимнее питание песца в Ямальском округе. Зоол. журн., 1943, т. 22, вып. 5.

Романов А. А. Пушные звери Лено-Хатангского края и их промысел. М. — Л., Главсевморпуть, 1941.

Скалон В. Н. Дальнейшие исследования по систематике и биологии млекопитающих Забайкальского эндемического очага чумы. Материалы по питанию песца на Таймыре. Изв. Иркутск. гос. противочумн. ин-та Сибири и ДВК, 1936, т. 4.

Тюлин А. Н. Промысловая фауна острова Белого. Л., Главсевморпуть, 1938.

Формозов А. Н. Остров Кильдин и его фауна. Тр. Отд. биол. и пром. охоты Центр. лесн. оп. станц., 1929, т. 2.

Формозов А. Н. Колебания численности промысловых животных. М. — Л., КОИЗ, 1934.

Цецевинский Л. М. Материалы по экологии песца Северного Ямала. Зоол. журн., 1940, т. 19, вып. 1.

В. В. КУЧЕРУК

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ ТУНДРЫ ЮЖНОГО ЯМАЛА

Материалы по экологии водоплавающих собраны нами во время летних экспедиций на Южном Ямале в 1937, 1938 и 1939 гг. Маршруты экспедиций, сроки пребывания в тундре и характеристика районов стационарных работ подробно изложены в одной из наших ранее опубликованных статей (Дунаева и Кучерук, 1941). В 1939 г. работа по водоплавающим субсидировалась Всесоюзным обществом охраны природы (через Орнитологическую секцию общества).

Полевая работа в условиях тундры очень тяжела. Учитывая, что данная статья является одним из первых опытов изучения экологии водоплавающих тундры, мы считаем необходимым привести не только выводы, но, по возможности, и фактический материал. Подобное изложение даст возможность работающим над этой темой в дальнейшем полнее использовать отрывочные данные, собранные автором.

Вся полевая работа 1938 и 1939 гг. была проделана совместно с Т. Н. Дунаевой, которой автор глубоко признателен за дружескую помощь в работе.

Стационарное распределение. Гуси: гуменник (*Melanonyx fabalis*) и белолобая казарка (*Anser albifrons*), гнездятся в самых разнообразных типах тундры Южного Ямала, предпочитая участки, с которых быстрее сходит снег и которые скорее подсыхают.

Благородные утки (*Anas crecca, Anas acuta, Anas penelope*) в условиях равнинной тундры гнездятся в самых разнообразных возвышенных участках ее, но выводки все без исключения спускаются в долины рек, либо на медленно текущие протоки из озер в реки. На возвышенности Сопкей нам приходилось видеть выводки этих уток и на водораздельных озерах, типичных для этой возвышенности. Совершенно необходимым условием для заселения какого-либо водоема выводком является наличие в этом водоеме прибрежной травянистой растительности. Видовой состав ее безразличен; обычны хвощи, осоки, пушицы и злаки. При отсутствии подобных прибрежных травянистых зарослей, дающих птицам защиту, выводки благородных уток не занимают озер.

Морская чернеть (*Nyroca marila*), по нашим наблюдениям, устраивает гнезда среди осоковых зарослей по сырым берегам озер и небольших ручьев. Позже утки переводят выводки на реку, где они и держатся до поднятия на крыло и отлета. Часть выводков держится до осени по старицам. Переход от места гнездования к реке нередко совершается в несколько этапов.

Морянка (*Clangula hyemalis*) — единственная из уток, которая встречена на гнездовье и с выводками на водораздельных озерах равнинной тундры. Эта утка гнездится на озерах самого разнообразного типа и размеров. На крупных водораздельных озерах держатся стаи взрослых и выводки, а с мелких выводки переходят либо в долину реки (на старицы или на самую реку), либо на крупные озера. Замечено, что на водоразделе наибольшее количество морянок обитает на самых верхних (лежащих на вершине водораздела) озерах. Цепь озер, спускающихся по пологому водоразделу, беднее морянками, и снова эти утки многочисленны в низинных озерах.

Синьга (*Oidemia nigra*) и длинноносый крохаль (*Mergus serrator*) в условиях равнинной тундры на гнездовье были найдены лишь в верхних течениях рек или на небольших ручьях, соединяющих два озера. Гнезда располагались в зарослях густых, низкорослых, нередко заливаемых в половодье ивняков. В Сопкее гнезд этих уток нам найти не удалось, но, повидимому, они расположены по берегам небольших ручейков, которыми все озера возвышенности связаны друг с другом.

Турпан (*Oidemia fusca*) на гнездовье встречен лишь на возвышенности Сопкей и гнездился здесь, повидимому, в тех же местах, где и два предыдущих вида. Выводки вначале встречались как на маленьких, так и на больших озерах, но вскоре все сконцентрировались на больших.

Следует отметить, что, несмотря на огромное богатство тундр Южного Ямала водоемами (по Андрееву, 1934, до 24% поверхности занято водой), у ряда видов гнезда находятся на значительном расстоянии от воды, и птенцы гусей и благородных уток тотчас после вывода должны совершать довольно продолжительные путешествия по суше. Нырки первое время остаются на тех водоемах, близ которых вывелись, и переходят на более удобные лишь после того, как птенцы несколько окрепнут.

Сроки гнездования. Сроки начала гнездования различных водоплавающих тундры зависят от степени привязанности последних к водной среде. Чем больше вид связан с водой как с защитной или кормовой стацией, тем позднее начинает он гнездиться. По степени привязанности к воде можно расположить в ряд группы водоплавающих, причем сроки гнездования видов одной группы будут одинаковы, а для различных групп различны.

I группа — виды, связанные с водной поверхностью только как с защитной стацией в периоды вождения нелетного молодняка и линьки. В остальные периоды виды этой группы с водой почти не связаны. По Б. М. Житкову (1913), гуменники на Ямале весной на воду не садятся: «Они кормятся на проталинах, а позже, когда начинают вскрываться воды, охотно садятся на берега озер или рек, но никогда или почти никогда не опускаются на воду». В эту группу на Южном Ямале входят гуси. Гуменник и белолобая казарка в 1938 г. приступили к кладке в первую пятидневку июня. Реки и озера в это время еще не вскрылись, снежный покров сошел лишь частично. Таким образом, начало гнездования этой группы приурочено к появлению значительных по числу и размерам проталин.

II группа — виды, связанные с водной поверхностью как с защитной стацией (в период вождения птенцов и линьки) и с мелководьем — как стацией кормления. В эту группу входят настоящие утки: шилохвость, свиязь, чирок-свистунок. Виды этой группы приступают к кладке в середине июня. К этому времени снег почти начисто сходит, реки вскрываются, но на озерах еще стоит лед. Начало кладки у видов этой группы

приурочено к вскрытию рек — половодью, к появлению массы мелководных участков — основной стации кормления.

III группа — виды, связанные с водной поверхностью как с основной защитной и кормовой стацией, но хорошо передвигающиеся по суше и частично кормящиеся на ней. В эту группу входят мелкие нырки, морская чернеть, морянка. Они приступают к кладке в конце июня. Начало кладки этих видов приурочено к моменту освобождения крупных тундровых озер от льда. Стаивание ледяного покрова озер происходит в последнюю пятидневку июня.

IV группа — виды, связанные преимущественно с водой и по суше передвигающиеся плохо: крохали, синьга и турпан. Птицы этой группы в районе нашей работы гнездились исключительно по рекам и ручьям. Начало кладки у них приходится на первые числа июля. Кладка начинается тотчас же после спада воды в реках.

V группа — виды, связанные с водой настолько, что передвижение их по суше практически невозможно. В эту группу входят гагары: краснозобая и чернозобая. Кладка у них начиналась в первой половине июля, к моменту, когда уровень тундровых озер окончательно установился.

Промежуток между началом гнездования видов I и V групп очень велик, более месяца. Эта разница в сроках гнездования не может быть отнесена за счет различия в сроках прилета. Собственных наблюдений за прилетом у нас нет, а имеющиеся в литературе указания разницы в сроках прилета видов I и V групп дают величину значительно менее месяца с колебаниями от 3 до 20 дней (Тугаринов и Толмачев, 1934; Михель, 1935). Очередность гнездования зависит от степени привязанности (приспособленности) вида к воде. Следовательно, первыми гнездятся те виды водоплавающих, у которых как взрослые птицы, так и птенцы свободно передвигаются по суше. У них удаление гнезда на значительное расстояние от воды не служит препятствием началу гнездования. Последними, с «задержкой» более чем в месяц, гнездятся виды, почти не способные к движению по суше. У них гнезда должны быть расположены так близко от воды, чтобы передвижение по суше к гнезду было сокращено до минимума (менее метра).

То, что год наших работ не был исключением и что изложенная выше схема гнездования водоплавающих характерна вообще для тундры, а не только для Южного Ямала, подтверждают многочисленные данные, имеющиеся в литературе. Приведу только наиболее характерные из них.

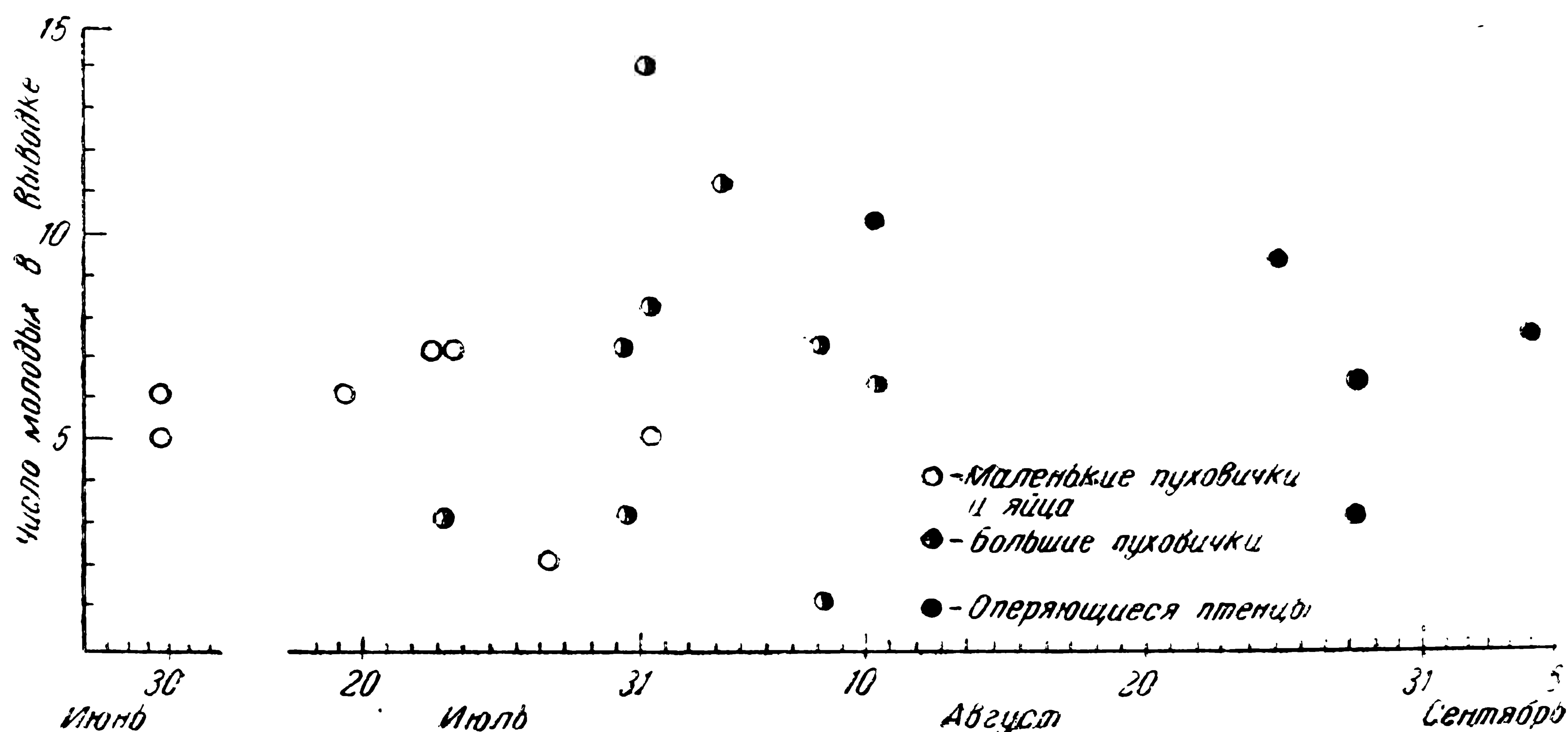
По Б. М. Житкову (1913), кладка у гуменников началась в первой декаде июня (пуховые птенцы были обнаружены 3/VII), а у длинноносого крохаля 2/VIII были найдены яйца, правда сильно насиженные.

По Н. М. Михелю (1935), на Индигирке кладка у гуменников и белолобых казарок начинается в первых числах июня; в начале июля им отмечались мало насиженные яйца морянок, а 28/VIII — только что вылупившийся птенец гагары. Им же три раза отмечены вмерзшие в лед предыдущей осенью гагары с не отросшими еще маховыми, т. е. констатирован факт гибели молодых (не успевших подняться на крыло) из-за кратковременности лета и позднего гнездования.

Смертность птенцов у водоплавающих. Сколько-нибудь достоверные данные по отходу молодняка нам удалось собрать лишь для двух видов, наиболее обыкновенных в районе наших работ: морской чернети и морянки. Для изучения отхода молодняка мы пользовались подсчетами молодых у всех обнаруженных нами выводков, причем при каждом подсчете отмечался возраст птенцов. Некоторые выводки

были встречены один, некоторые несколько раз, но один и тот же выводок подсчитывался не чаще раза в день.

При анализе смертности птенцов у морянки (фиг. 1) мы не видим тенденции к уменьшению средней величины выводков за период от вылупления птенцов и до распада семей. Наоборот, если мы вначале находили выводки с небольшим числом пуховых птенцов (1—2), то в дальнейшем подобные группы исчезали.

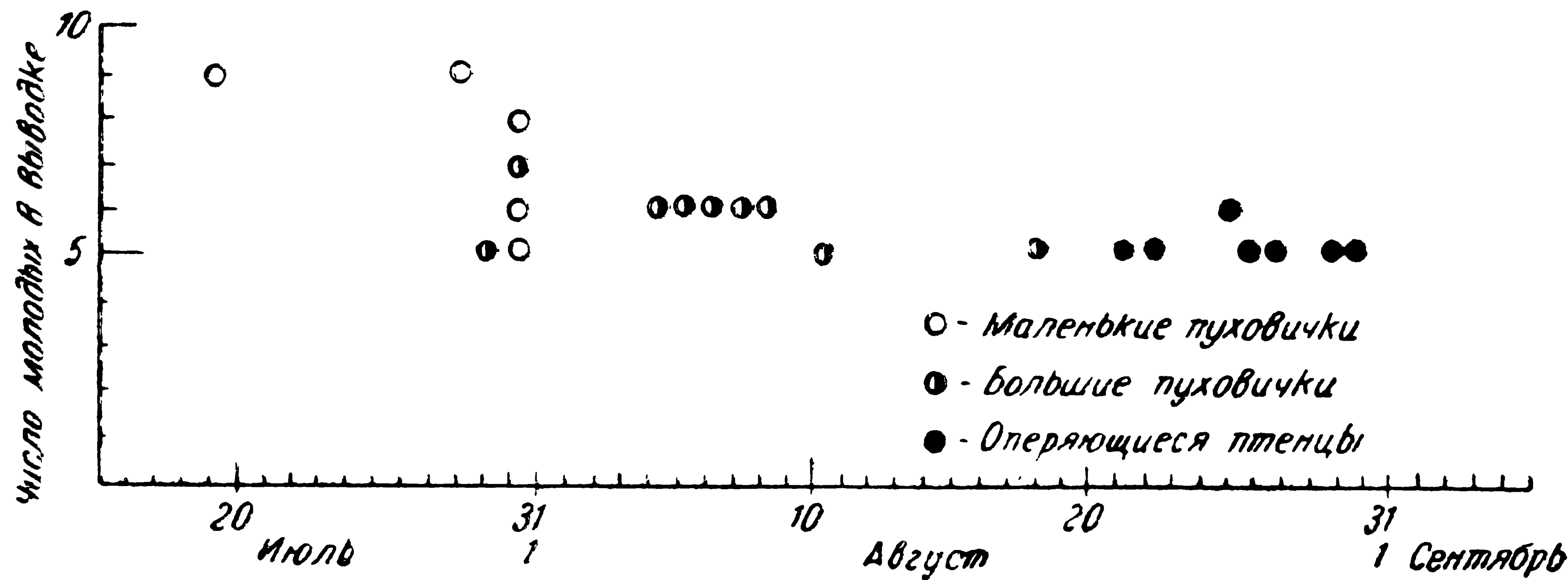


Фиг. 1. Изменение величины выводка у морянки за период от вылупления птенцов до разделения выводков

На основании изложенного, подтвержденного рядом непосредственных наблюдений и опросных данных, можно сделать следующее заключение. У морянки, а весьма возможно и у ряда других уток, гибель молодняка происходит в основном не за счет снижения средней величины выводка, а за счет полного истребления отдельных выводков. В этой гибели некоторых выводков проявляется естественный отбор, ибо в первую очередь погибают выводки, имеющие самку или молодых, менее приспособленных к условиям среды. Так как смертность птенцов является в основном следствием деятельности хищников, то гибель наименее приспособленной части особей для вида в целом полезна. Хищники изымают известную часть популяции, и если в эту часть, в большинстве, попадают наименее приспособленные особи, то для вида в целом эта гибель только выгодна.

Процесс гибели молодняка морской чернети сильно отличается от только что рассмотренного. У морской чернети в первые 15 дней после вылупления происходит значительное сокращение числа пуховых птенцов в выводках. Погибает до 30% от первоначального количества молодых (фиг. 2). В дальнейшем, вплоть до момента разделения семей, число молодых в выводках не уменьшается. Период интенсивной гибели молодняка морской чернети совпадает по времени с переходом птенцов этой утки от мест гнездования (озер) к рекам. Реки и старицы являются, по-видимому, наиболее кормными водоемами тундры, потому что и у морянки, гнездившейся в тундре неподалеку от речной долины, был отмечен переход молодняка на реку.

Кроме данных о смертности птенцов этих двух видов, приведем еще материалы по выводкам, находившимся под нашим наблюдением в течение длительного срока (табл. 1).



Фиг. 2. Изменение величины выводка у морской чернети за период от вылупления птенцов до разделения выводков

Таблица 1

Отход молодняка у контрольных выводков

Виды	Дата первого наблюдения	Число и возраст птенцов при первом наблюдении	Дата последнего наблюдения	Число и возраст птенцов при последнем наблюдении
Морянка	23/VII	8 пуховых птенцов	21/VIII	8 «хлопунцов» (оперены почти полностью)
»	31/VII	7 » »	5/IX	7 летных птиц
Шилохвость . . .	31/VII	6 начинающих оперяться	26/VIII	5 » »
Чернеть морская	31/VII	6 пуховых птенцов	30/VIII	5 «хлопунцов»
» »	19/VIII	5 частично оперенных	26/VIII	5 »
Турпан	4/VIII	8 пуховых птенцов	26/VIII	8 оперяющихся птенцов
Крохаль длинноносый	4/VIII	9 » »	26/VIII	8 »

Линька водоплавающих. Основной материал по линьке водоплавающих собран в 1938 г., и лишь некоторые наблюдения сделаны летом 1939 г. Это объясняется тем, что водоплавающие тундр Южного Ямала линяют в основном на реках, а водоемов, подходящих для линьки, в районах стационаров 1937 и 1939 гг. не было.

Первой из уток летом 1938 г. начала линять шилохвость: 19/VII на р. Паюте замечены линные самцы шилохвости стаями штук по 20; все селезни были нелетными и почти целиком надели летний наряд.

20/VII в ставную сеть на реке попался самец шилохвости, полностью надевший летний наряд; маховые перья у него были еще в пеньках (вес его 901 г, длина семенников 15 мм).

25/VII убиты два самца в полном летнем наряде. У одного все крылья, в том числе первостепенные и второстепенные маховые, в пеньках; рули начали разворачиваться. У второго первостепенные маховые в пеньках, второстепенные маховые не выпали; крайние рулевые перья в пеньках, а средние рулевые еще старые, не выпавшие.

1/VIII впервые замечены на реке четыре летные шилохвости, и с этого числа линных шилохвостей мы больше не отмечали.

Все отмеченные нами шилохвости линяли на реке. Стаи линных шилохвостей состояли исключительно из самцов. Начало линьки самцов по времени, примерно, совпало с моментом вылупления молодых. Линных холостых самок нами отмечено не было.

Чирок-свистунок. 31/VII на небольшой, сильно заросшей старице р. Паюты видели несколько чирков в новом пере, но с не отросшими еще маховыми. Чирки держались поодиночке в густых береговых зарослях осоки. Позднее линных чирков, несмотря на тщательные поиски, нам обнаружить не удалось.

Морская чернеть. 19/VII на р. Паюте впервые отмечены стайки линных морских чернетей. Стайки небольшие, от одного до двух десятков особей, и состоят из самцов и самок в равных, примерно, соотношениях. Селезни были еще в зимнем (брачном) наряде, и некоторые из них не потеряли способности к полету. Стаи линных морских чернетей держались у песчаных отмелей с заиленными заливчиками, где во множестве встречались мелкие двустворчатые моллюски. 19/VII было добыто из стаи линных чернетей четыре экземпляра: два самца и две самки. У обоих самцов сохранился еще зимний наряд, и только один из них потерял способность к полету.

25/VII морская чернеть держалась на реке стайками по 10—15 линных особей. Среди добытых в этот день чернетей один самец не приступил к линьке, у другого маховые и рулевые в пеньках, на брюхе показались свежие перышки, но общий характер окраски еще зимний. Самка, добытая одновременно с этими самцами, находилась в таком же состоянии, как и второй самец.

27/VII на реке видели летного самца в зимнем наряде. У добытых самца и самки маховые перья в пеньках.

29/VII из стаи линных добыто два самца и две самки. У одного из самцов махи и рули начали разворачиваться, у остальных и рулевые и маховые перья были еще в пеньках.

1/VIII из восьми обнаруженных на реке чернетей четыре не смогли подняться, остальные четыре уже полностью перелиняли. Позднее линных чернетей отмечено не было. Интересно, что максимальный вес самки с выводком был 880 г (из трех данных), а из шести добытых линных самок три весили больше килограмма.

Морянка. 19/VII на р. Паюте замечены неохотно поднимающиеся морянки, но экземпляров с явными следами линьки не замечено.

21/VII в дневнике отмечено, что всюду на мелких тундровых озерах держатся летные морянки.

24/VII на р. Паюте добыт самец морянки в брачном наряде, но с выпавшими рулевыми и маховыми перьями.

25/VII большинство морянок, замеченных на реке, летные.

27/VII на р. Паюте, в тихих и широких участках ее, держатся линные морянки.

31/VII добыта линная самка; маховые перья у нее в пеньках, в хвосте сохранились еще два старых рулевых.

4/VIII на реке добыты две линные самки; у первой рулевые перья старые, маховые — пеньки, сидящие в коже; у второй на одном крыле выпали первостепенные маховые, все остальное оперение старое.

6/VIII на реке было много линных морянок. У двух экземпляров (самца и самки) из пяти добытых линных морянок начали разворачиваться бородки новых маховых перьев и появились пеньки рулевых.

11/VIII добыта линная самка с развернувшимися наполовину новыми маховыми и со старыми, не выпавшими еще рулевыми перьями.

17/VIII на большом озере в долине реки видели стаю морянок, состоявшую как из линных, так и из летных особей. У двух добытых из этой стаи самок оказались наполовину развернутые маховые перья и отсутствовали рулевые. После 17/VIII линных морянок больше отмечено не было. Интересно, что из 12 добытых линных морянок 10 оказались самками и лишь две самцами. Повидимому, в районе р. Паюты линяют преимущественно самки, а самцы на линьку куда-то отлетают.

Перед линькой происходит весьма интенсивное накопление жира. В начале июня самки, как холостые, так и с выводками, весят от 550 до 600 г. Не имеющие интенсивной линьки самки с выводками в течение всего периода линьки не изменяют своего веса; холостые самки в момент перед началом линьки и в первых стадиях ее весят от 700 до 850 г.

Длинноносый крохаль. На р. Паюте 11/VIII 1938 г. добыт самец в полной линьке.

24/VIII 1939 г. на р. Щучьей, выше фактории Верхней, заметили стаю длинноносых крохалей; их было больше сотни, причем некоторые не смогли подняться с воды и пропустили лодку ныряя.

Гоголь. 14/VIII 1939 г. на большом озере, на возвышенности Сопкей, видели стайку линных самцов гоголя.

Гуменник. 21/VII на песчаной отмели р. Паюты замечена стая до 30—40 гусей; в ней много линных, преимущественно мелких гусей, меньше — тяжело взлетающих и совсем мало — свободно летающих, крупных птиц. В этой же стае было два выводка пуховых гусят.

22/VII на небольшом озерке в долине реки замечены четыре линных гуся, которые при нашем приближении переплыли озерко и пешком ушли в тундру.

24/VII видели несколько выводков гусей с летными еще стариками.

7/VIII на безымянной глубокой речке с тихим течением и с илистыми берегами, заросшими злаками, хвощом и осоками, заметили стаю в 150—200 гуменников. На месте, где держалась стая, травяной покров был сильно измят и обстрижен гусями, а на берегу было много помета. Ни один из гусей не смог подняться на крыло. В стае было много молодых, достигших уже порядочных размеров (1600 г), причем отдельных выводков нельзя было уже разобрать — все держались вместе. Маховые перья у старых гусей и у крупных молодых были, примерно, одинакового размера.

11/VIII впервые после линьки на приречные луга вылетел табунок до 10 гусей.

21/VIII на безымянной речке попрежнему держатся гуси; много летных, как молодых, так и стариков, но часть стада не поднялась, а ушла вплавь. Был ли это молодняк, не поднявшийся на крыло, или линные старые,— разобрать не удалось.

Позднее нелетающих гусей нам находить не приходилось.

В заключение подытожим изложенный материал рядом положений:

1. В обследованных нами районах из девяти видов уток, обычных на гнездовье, не линяют на месте гнездования четыре вида (турпан, синьга, свиязь, хохлатая чернеть). Кроме гнездящихся видов, на линьке встречен гоголь, область нормального гнездования которого расположена южнее.

2. Основная масса водоплавающих линяет в пределах речной долины. Шилохвость, морская чернеть, длинноносый крохаль на линьке нами наблюдались только на реках. Основная масса морянки, белолобой казарки и гуменников также линяет непосредственно на реках. Исключительно на озерах в долине реки найдены линные чирки-свистунки. На водораздельных озерах из линных пластинчатоклювых нами отмечены только гоголи (на возвышенности Сопкей).

Линьку основной массы водоплавающих птиц на реке, при полном отсутствии здесь защитной растительности, можно объяснить лишь большей кормностью (в частности, обилием моллюсков) рек по сравнению с водораздельными озерами.

3. Линька селезней и холостых самок началась тотчас же по окончании брачного периода; начало линьки, примерно, совпадает с моментом вылупления птенцов.

4. Первой начинает линять шилохвость, а последней — морянка. Линька всех видов уток, кроме последней, проходит довольно быстро; линька морянки растягивается, повидимому, вследствие того, что в районе р. Паюты линяют утки как местные, так и прилетевшие с севера.

5. Холостые самки морской чернети и морянки линяют одновременно и в одних стайках с селезнями. У уток тех же видов, но с выводками, интенсивной линьки с потерей способности к полету не было отмечено.

Гуси линяют в общих стаях, холостые и водящие молодых, причем гусята держатся в стаях линных стариков. Подросшие молодые и старики, закончившие линьку, поднимаются на крыло одновременно.

6. У нырков, отмеченных нами на линьке (морянка, морская чернеть), порядок смены пера был иным, чем у благородных уток. В первую очередь у нырков выпали маховые и рулевые перья, а потом уже начало сменяться контурное перо на теле. У благородных уток сначала перелинивает покров на туловище, а потом уже линяют маховые и рулевые

перья (Формозов, 1937, и наши наблюдения). Этот вопрос следует тщательнее проверить, так как возможно, что характер линьки позволит установить место некоторых видов в естественной системе.

7. Мы совершенно согласны с мнением, высказанным А. Н. Формозовым (1937), что дальние (а также и ближние) откочевки на линьку являются первым этапом осенних миграций водоплавающих птиц. В связи с этим очень интересен факт миграции гоголя перед линькой к северу в зону тундры, в направлении, прямо противоположном направлению осеннего перелета этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. Кормовая база ямальского оленеводства. Сов. оленеводство, 1934, вып. 1.

Дунаева Т. Н. и Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала. М., 1941. Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. Новая серия, отд. зоол., вып. 4.

Житков Б. М. Полуостров Ямал. Зап. Русск. геогр. об-ва по общ. геогр., 1913, т. 49.

Михель Н. М. Материалы по птицам Индигирского края. Труды Аркт. ин-та, 1935, т. 31.

Тугаринов А. Я. и Толмачев А. И. Материалы для авифауны Восточного Таймыра. Труды Полярной комиссии АН СССР, 1934, вып. 16.

Формозов А. Н. Озерная лесостепь и степь Западной Сибири как области массового обитания водяных птиц. Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 1934, т. 43 (2).

Формозов А. Н. Материалы по экологии водяных птиц по наблюдениям на озерах государственного Наурзумского заповедника (Сев. Казахстан). В кн. Памяти академика М. А. Мензбира. М. — Л., АН СССР, 1937.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

От редакции 3

В. И. Осмоловская. Экология хищных птиц полуострова Ямала 5

Т. Н. Дунаева. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок полуострова Ямала 78

Т. Н. Дунаева и В. И. Осмоловская. Материалы по питанию песца Ямала 144

В. В. Кучерук. Материалы по экологии водоплавающих птиц тундры Южного Ямала 156

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета Академии Наук СССР

*

Редактор издательства *С. В. Кириков*. Технический редактор *Е. Н. Симкина.*

*

РИСО АН СССР № 3071. А-04131. Издат. № 325. Тип. зак. 370. Подп. к печ. 8/VI 1948 г.
Формат бум. 70x108 1/16. Печ. л. 10 1/4. Уч.-издат. 15,2. Тираж 2500.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., д. 10

ОПЕЧАТКИ

Стр,	Строка	Напечатано	Должно быть
81	8 сн.	Торфяные бо	Торфяные бугры
17	5 св.	Таблица	Таблица 9

Тр. Ин-та географии, в. 41

Цена 12 руб.

9 60